ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 84

11

НОЯБРЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
1999

ТОМ 84 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1999, № 11

УДК 581.526.325 : 582.251(268)

© Ю. Б. Околодков

ПОТЕНЦИАЛЬНО ВРЕДНЫЕ И ТОКСИЧНЫЕ ДИНОФЛАГЕЛЛАТЫ (*DINOPHYCEAE*) В МОРЯХ ЕВРАЗИЙСКОЙ АРКТИКИ

Yu. B. OKOLODKOV. POTENTIALLY HARMFUL AND TOXIC
DINOFLAGELLATES (*DINOPHYCEAE*) IN THE EURASIAN ARCTIC SEAS

Обобщены сведения о токсичности и географическом распространении 21 потенциально вредного и токсичного вида динофлагеллат, найденного в евразийской Арктике. Дан обзор основных типов пищевых отравлений, вызываемых морскими динофлагеллатами. Подробно рассмотрена возможность распространения динофлагеллат с балластными водами на судах как одна из причин, объясняющих глобальное наступление «красных приливов». Предполагается, что вредные и токсичные динофлагеллаты могут быть непроизвольно интродуцированы в российские арктические моря. Приведены источники информации по проблеме «красных приливов».

Ключевые слова: *Dinophyceae*, «красные приливы», токсины, Арктика.

Динофлагеллаты — преимущественно морские одноклеточные организмы, при массовом развитии способные вызывать «цветение» воды или так называемые «красные приливы» в случае обильного «цветения». За последние два с половиной десятилетия проблеме «красных приливов» был посвящен ряд международных совещаний (Proceedings..., 1975; Toxic dinoflagellate blooms, 1979; Toxic dinoflagellates, 1985; Red tides..., 1989; Toxic marine phytoplankton, 1990; Toxic phytoplankton..., 1993; Harmful marine..., 1995; Harmful algae, 1998, и др.). Известны немногочисленные работы отечественных авторов по обсуждаемой проблеме, включая данные по морфологии и экологии токсичных видов динофлагеллат (Жирмунский, Коновалова, 1982; Пропп и др., 1982; Коновалова, 1989, 1991, 1992а, б, 1995, 1998; Konovalova, 1989, 1993a, b, c, 1995; Симакова и др., 1990; Селина, 1993; Стоник, 1994; Селина, Коновалова, 1995; Orlova et al., 1998). Для морей российской Арктики характерна ярко выраженная весенняя вспышка развития фитопланктона и часто менее выраженная осенняя вспышка, однако сведения о «цветении» воды, вызываемом динофлагеллатами в этом регионе, отсутствуют.

Известно, что в некоторых районах европейской Арктики, в частности в Норвежском море, токсичные виды динофлагеллат могут развиваться в заметном количестве (Tangen, 1979, 1983). К началу 1990-х гг. в норвежских водах было отмечено около 20 вредных видов планктонных водорослей. Если до 1968 г. случаи «цветения» вредных водорослей в норвежских прибрежных водах отмечались к югу от 63° с. ш., то к началу 1990-х гг. они распространились до 71° с. ш., почти до российского побережья (Tangen, Dahl, 1993). Можно ожидать, что при продолжающемся потеплении климата в северном полушарии и развивающемся судоходстве возможен занос токсичных динофлагеллат в российские арктические моря с балластными водами из более южных районов. Кроме того, не следует исключать вероятность интенсивного развития видов водорослей, уже представленных в настоящее время в планктонных сообществах в незначительном количестве. Так как динофлагеллаты служат пищей двустворчатым моллюскам, проблема «красных приливов» может встать, например, перед мидиевыми хозяйствами, расположенными у побережий российских арктических морей. Известно, что мидии — одни из наиболее активных фильтраторов, основной пищей которых является фитопланктон (Турпаева, 1953). Они накапливают токсины быстрее, чем другие животные-фильтраторы. Кроме того, динофлагеллаты — пища промысловых видов ракообразных и рыб, поэтому они могут представлять угрозу также рыбоводческим хозяйствам. Достоверные случаи гибели людей в России от отравления в результате «красного прилива» известны пока только для восточного побережья Камчатки (Konovalova, 1993c).

«Цветение» воды — естественное природное явление, обычно носящее сезонный характер. Оно известно практически для всех районов Мирового океана. «Красный прилив» можно рассматривать как частный случай «цветения» воды. Оба термина в большой степени неопределенны, и их значения перекрываются, причем первый термин носит биооптический характер, а второй — экофизиологический (Sournia, 1995). При «красных приливах» вода может быть красной, коричневой, желтой, зеленой, голубой или молочно-белой в зависимости от вида-возбудителя. Токсичные «красные приливы» образованы популяциями организмов, содержащих в своих клетках токсины. Массовое развитие нетоксичных видов вызывает нетоксичные «красные приливы». Токсичность одного и того же вида может сильно варьировать от сезона к сезону и в зависимости от географического района. По данным исследований в культурах, для ряда видов динофлагеллат известны как токсичные, так и нетоксичные штаммы. Известно около 200 видов организмов, вызывающих «цветение» воды в морях (Sournia, 1995). В их число входят динофлагеллаты, диатомовые, примнезиевые и рафидофитовые водоросли, простейшие, бактерии и грибы. По оценке A. Sournia (1995), в мировой планктонной флоре насчитывается 60—78 видов, вызывающих «красные приливы», а также токсичных, из них 45—57 видов — динофлагеллаты. В целом на долю динофлагеллат приходится 73—75 % токсичных видов. До настоящего времени большинство токсичных «красных приливов» было вызвано представителями четырех родов *Dinophyceae*: *Alexandrium* Halim, *Dinophysis* Ehr., *Gymnodinium* Stein и *Prorocentrum* Ehr. (Sournia, 1995).

«Красные приливы» обычно развиваются в прибрежных районах, носят катастрофический характер и сопровождаются отравлением и гибелью водных растений и животных (беспозвоночных, рыб, птиц, млекопитающих). Причиной «цветения» обычно является развитие подвижных видов или видов, обладающих высокой плавучестью. Высокая концентрация организмов достигается вследствие интенсивной скорости роста организмов в сочетании с их вертикальной (поведенческой) или горизонтальной (физической) агрегацией. Большинство случаев «цветения» воды относятся к безвредным явлениям. Токсичные «цветения» по вызывающим их причинам и механизму развития можно разделить на два основных типа: зависящие и не зависящие от притока биогенных веществ в прибрежные экосистемы. Кроме того, выделяют тип «цветения», при котором токсичный эффект возникает при низкой численности водорослей, например представителей рода *Dinophysis* (Smayda, White, 1990).

За последние три десятилетия отмечается тенденция к увеличению числа и интенсивности наблюдаемых «красных приливов» и охвату ими географических районов, ранее не подверженных их влиянию (Anderson, 1989; Smayda, White, 1990; Hallegraeff, 1993, 1995). Для объяснения глобального наступления «красных приливов» были названы следующие причины: 1) пополнение знаний о токсичных видах; 2) усиленное использование прибрежной воды в аквакультуре; 3) стимулирование «цветения» воды евтрофикацией и необычными климатическими условиями; 4) транспортировка видов-возбудителей, включая их бентосные покоящиеся цисты, в балластных водах на судах или вместе с моллюсками (Anderson, 1989; Hallegraeff, 1991, 1995).

Вполне закономерно, что число ученых, занимающихся проблемой «красных приливов», растет, а точность измерительной аппаратуры повышается. С другой стороны, «красные приливы», имевшие место в прошлом, как правило, плохо документированы, и их причины большей частью не известны. Многие виды-возбудители подвержены влиянию антропогенной евтрофикации — бытовых, промышленных и сельскохозяйственных стоков. Для некоторых приморских районов показана корреляция увеличения числа «красных приливов» с ростом населения и растущим выбросом неочищенных стоков. Очищенные стоки также могут влиять на развитие одноклеточных организмов, так как в прибрежных водах в местах сброса они всегда изменяют баланс биогенных веществ, в первую очередь соединений азота и фосфора. Климатические изменения планетарного масштаба, такие как «парниковый» эффект и потепление поверхностных вод Мирового океана, могут способствовать расширению ареала некоторых тропических видов, способных вызывать токсичные «красные приливы».

Предположение о распространении морских организмов с балластными водами на судах было выдвинуто в 1900-х гг. (Ostenfeld, 1908). Однако этой проблеме стали уделять пристальное внимание лишь с 1970-х гг. (Medcof, 1975; Carlton, 1985; Hallegraeff et al., 1990; Hallegraeff, Bolch, 1992; Ballast water, 1992; Bolch, Hallegraeff, 1993; Rigby et al., 1995, и др.). Международная морская организация (International Maritime Organization) признала, что проблема балластных вод имеет международное значение и интродукция морских организмов с балластными водами уже вызвала серьезные последствия экологического и экономического характера. Около 10 миллиардов тонн балластных вод перемещаются ежегодно на судах по миру (Rigby et al., 1995). Большинство судов, осуществляющих перевозки на международных рейсах, транспортируют грузы только в одном направлении, а в другом перевозят балластную воду. В 1989 и 1990 гг. в Австралии экспорт сырья и товаров превалировал над импортом в 8 раз (Ballast water, 1992). Только в Австралии 120 миллионов тонн балластных вод и осадков ежегодно сбрасываются приблизительно в 40 портах (Rigby et al., 1995). К началу 1990-х гг. в австралийские воды таким образом было непреднамеренно интродуцировано по крайней мере 14 видов морских организмов, включая токсичный вид динофлагеллат *Gymnodinium catenatum* Graham. Обследование 343 грузовых судов в 18 портах Австралии показало, что цисты динофлагеллат присутствовали в 50 % проб осадков из балластных танков (Hallegraeff, Bolch, 1992). И лишь в одном балластном танке может содержаться более 300 миллионов жизнеспособных цист *Alexandrium tamarense*. Из 53 видов цист динофлагеллат, найденных в танках, 20 видов были жизнеспособными. На 6 % судов было обнаружено 3 вида динофлагеллат, содержащих паралитические яды.

Исследования показали, что чаще всего источником цист являются не взмученные со дна осадки, а «цветение» динофлагеллат в водной толще. Поэтому одной из предохранительных мер борьбы с нежелательной интродукцией планктонных организмов является регламентация места и времени забора балластных вод. Наиболее опасными интродуцентами являются токсичные виды водорослей, способные к образованию цист, что дает им большие шансы переживать неблагоприятные условия как во время транспортировки, так и на новом месте. При этом гетеротрофные виды, образующие временные цисты, способны выживать в балластных танках более 2 недель, а жгутиковые стадии фототрофных видов — не более 3 дней (Rigby, Hallegraeff, 1994).

По мере развития судоходства риск непреднамеренного переноса видов растет. В настоящее время биологический контроль балластных вод осуществляется в Австралии, Новой Зеландии, США, Канаде и Японии. В июле 1991 г. Морским комитетом по охране окружающей среды (Marine Environmental Protection Committee) Международной морской организации был принят документ о международных мерах по предотвращению интродукции нежелательных водных организмов и патогенных веществ с балластными водами и осадками.

Перенос водорослей, включая их цисты, может быть непреднамеренно осуществлен при перевозке съедобных моллюсков. Водоросли обычно содержатся в фекалиях моллюсков или в их пищеварительном тракте. Предполагают, что именно таким способом были интродуцированы спорофиты трех видов макрофитов — *Sargassum muticum* (Yendo) Fensh., *Undaria pinnatifida* (Harv.) Sur. и *Laminaria japonica* Aresch. — из Японии в европейские воды (Hallegraeff, 1995).

В настоящей статье приведены краткие сведения о токсичности видов динофлагеллат, отмеченных в морской Арктике. Для каждого вида указано географическое распространение в Арктике и за ее пределами. Ссылки на литературу не приведены ввиду их многочисленности (более 400 работ). Информация о всех известных находках динофлагеллат в морях российской Арктики опубликована ранее (Okolodkov, 1998). Данные о находках в других арктических районах взяты из литературы. Описания и иллюстрации видов в настоящей статье не приводятся, так как они опубликованы в ряде определителей и атласов и в многочисленных статьях. Ввиду отсутствия количественных данных дана относительная оценка обилия видов в Арктике.

Виды-возбудители PSP

PSP (paralytic shellfish poisoning), или отравление паралитическими ядами, накапливающимися в моллюсках, вызывается некоторыми видами морских динофлагеллат, главным образом из рода *Alexandrium*, а также *Pyrodinium bahamense* Plate и *Gymnodinium catenatum*. PSP-токсины относятся к водорастворимым ядам. В большинстве случаев PSP у человека было вызвано воздействием нескольких токсинов, содержащихся в тканях съедобных видов двустворчатых моллюсков (Shimizu, 1987). Кроме того, токсины могут вызывать сильные патологические изменения в жабрах лососевых в рыбоводческих хозяйствах. Случаи PSP зарегистрированы в прибрежных водах Тихого, Индийского и Атлантического океанов, включая прибрежные воды Скандинавии. В период 1970—1990 гг. случаи отравления распространились на Южную Америку и особенно интенсивно — на юго-восточную Азию, Индию, Австралию и Новую Зеландию (Hallegraeff, 1993; Anderson, 1994). При фильтрации фитопланктона некоторые двустворчатые моллюски накапливают токсины, вырабатываемые водорослями. Эти яды передаются по пищевой цепи человеку. Мягкие ткани моллюсков считаются непригодными в пищу, если содержание вызывающего PSP-токсина превышает 80 мкг на 100 г сырой массы. Известно около 20 токсинов, вызывающих PSP и имеющих сходное химическое строение. Эти сильнодействующие токсины блокируют обмен ионов кальция в нейронах и связь между нервными и мышечными клетками. В целом они могут воздействовать на нервно-мышечную, сенсорную, пищеварительную и сердечно-сосудистую системы человека. Наиболее известны сакситоксин, динофизис-токсин-1 и гониаутоксины. При воздействии PSP-токсинов на человека смерть наступает в 15 % случаев (Steidinger, 1983).

Alexandrium ostenfeldii (Pauls.) Balech et Tangen, 1985. По данным исследований в культурах, вид слабо токсичен (Hansen et al., 1992; Taylor et al., 1995). Токсины в тканях мидий, обусловленные, вероятно, *A. ostenfeldii*, были обнаружены у берегов Бельгии. Не исключается возможность высокого содержания токсинов в некоторых природных популяциях *A. ostenfeldii*, так как известно, что природные популяции других видов рода *Alexandrium* часто более токсичны, чем лабораторные культуры (White, 1986).

Распространение в Арктике (далее — в Арктике): моря Норвежское, Баренцево, Белое, Карское, Лаптевых, Чукотское и Баффина, проливы Канадского Арктического архипелага. Встречается в малом количестве.

Распространение в других регионах (далее — в других регионах): северо-западное побережье Испании, океанические районы северной Атлантики, побережье штата Вашингтон (США); моря Средиземное (восточная часть), Черное, Северное, Балтийское (западная часть), Берингово, Охотское, Японское; восточное побережье Камчатки, побережье провинции Британская Колумбия (Канада).

Один из немногих аркто-бореальных видов динофлагеллат.

A. tamarense (Lebour) Balech, 1985. Большинство популяций вида токсичны, некоторые содержат лишь следы токсина (Taylor et al., 1995). Показано, что даже небольшие популяции *A. tamarense* могут обусловливать высокую концентрацию PSP-токсина у мидий. В Норвегии известны случаи отравления человека с летальным исходом после употребления в пищу мидий (Tangen, 1979). «Красные приливы», вызванные *A. tamarense*, были отмечены у берегов восточной Камчатки летом 1984 и 1987 гг. (Коновалова, 1989). В 1987 г. у северо-восточного побережья США были обнаружены тела 14 китов-горбачей, умерших в результате воздействия PSP-токсина, предположительно переданного по пищевой цепи *A. tamarense—зоопланктон—макрель—кит* (Anderson, 1994). Случаи «цветения» *A. tamarense* отмечались также у берегов Англии и Канады. Молекулярно-биологические исследования показали, что присутствие в одном районе генетически различных популяций вида может быть результатом непреднамеренного переноса покоящихся цист *A. tamarense* с балластными водами из разных географических районов (Scholin et al., 1995).

Для этого вида известны покоящиеся цисты, которые не отличимы от цист *A. catenella* и которые могут быть крайне токсичны. При определенных изменениях внешней среды цисты, находящиеся в верхнем слое осадков, превращаются в вегетативные клетки и возвращаются в водную толщу. *A. tamarense* вызывает PSP у человека, других млекопитающих, птиц и рыб. Наряду с токсичными популяциями *A. tamarense* обнаружены нетоксичные. Не известно, почему клетки этого вида в одних случаях высоко токсичны, а в других — содержат лишь следы токсина. Лабораторные культуры *A. tamarense* часто нетоксичны, возможно, вследствие того, что они аксенические (безбактериальные). Это рассматривают как свидетельство того, что токсичность динофлагеллат обусловлена симбиотическими бактериями.

В Арктике: у побережья п-ова Мелвилл (канадская Арктика), Норвежское и Баренцево моря. Встречается в незначительном количестве.

В других регионах: Берингово, Охотское и Японское моря; северо-западная часть Тихого океана; прибрежные воды Европы, Северной Америки, Японии, Австралии.

Тропическо-бореальный вид.

Виды-возбудители DSP

DSP (diarrhetic shellfish poisoning), или желудочно-кишечное отравление, возникающее вследствие накопления токсина у моллюсков и потребления моллюсков человеком. Виды-возбудители DSP — это главным образом представители рода *Dinophysis*, а также *Prorocentrum* Ehr. Случаи DSP отмечены в западной Европе, Таиланде, Японии, Тасмании, Новой Зеландии, Чили и юго-восточной Канаде. Наиболее известны окадаиковая кислота и динофизис-токсин-1, который, кроме того, вызывает PSP. Мягкие ткани моллюска считаются непригодными в пищу, если содержание окадаиковой кислоты превышает 2 мкг, а динофизис-токсина-1 — 1.8 мкг на 1 г сырой массы. Эти яды воздействуют на тонкий кишечник, а также способствуют развитию раковых опухолей при хроническом воздействии токсина. Другие токсины, вызывающие DSP, поражают печень и сердечную мышцу. В отличие от PSP в случае DSP летальный исход у человека до сих пор не зарегистрирован. *Dinophysis fortii* Pav., отмеченный для Чукотского моря (Рыжов и др., 1984) и известный как возбудитель DSP, по-видимому, является ошибочным определением и в настоящей статье не рассматривается.

Dinophysis acuminata Clap. et Lachm. 1859. Вырабатывает окадаиковую кислоту (Lee et al., 1989). *D. acuminata* наносит значительный ущерб мидиевым хозяйствам Испании, Франции, Голландии, Германии и Ирландии (Kat, 1985). Токсичность значительно варьирует от сезона к сезону (Taylor et al., 1995). Образование покоящихся цист отмечено для *D.* cf. *acuminata* в прибрежных водах Франции.

В Арктике: моря Норвежское, Баренцево, Белое, Карское, Восточно-Сибирское, Чукотское, Бофорта и Баффина; Гудзонов залив. Может доминировать в планктонных пробах.

В других регионах: в северной и южной Атлантике от Девисова и Датского проливов почти до Антарктического п-ова вдоль американского побережья, от Скандинавии до 20° с. ш. у берегов Африки; моря Балтийское, Средиземное, Черное, Аравийское, Японское; южная часть Индийского океана; западная Пацифика от о-ва Хоккайдо до о-ва Тасмании, острова Микронезии и Полинезии, восточная Пацифика от Калифорнии до 45° ю. ш. Известно несколько находок в Антарктике вблизи антарктической конвергенции. Аркто-бореально-тропический вид.

D. acuta Ehr. 1839. Вырабатывает окадаиковую кислоту (Lee et al., 1989). Имеются свидетельства того, что *D. acuta* обусловливает накопление DSP-токсина у мидий в Норвежском море (Tangen, 1983).

В Арктике: моря Норвежское, Баренцево, Белое, Карское, Лаптевых, Чукотское и Бофорта, Гудзонов залив. Встречается в незначительном количестве.

В других регионах: северная Атлантика от Девисова и Датского проливов до Карибского моря вдоль американского побережья и от Скандинавии до 28° с. ш. у берегов Африки; западная Балтика, Средиземное, Черное и Японское моря; у юго-западного побережья Австралии, вокруг северного острова Новой Зеландии; восточная Пацифика от Калифорнии до 52° ю. ш. у берегов Южной Америки.

Аркто-бореально-тропический вид.

D. hastata Stein, 1883. Предполагается, что вид может вызывать DSP (Taylor et al., 1995).

В Арктике: известна единичная находка в Норвежском море.

В других регионах: северная и южная Атлантика от залива Мэн до 42° ю. ш. вдоль американского побережья и от Скандинавии до 30° ю. ш. у побережья Африки; Средиземное и Черное моря; Индийский океан; западная Пацифика от о-ва Хоккайдо до юго-восточной Австралии, восточная Пацифика от Калифорнии до Гавайских о-вов, у побережья Чили около 25° ю. ш., острова Полинезии.

Тропическо-бореальный вид.

D. norvegica Clap. et Lachm. 1859. Вырабатывает окадаиковую кислоту и динофизис-токсин-1 (Lee et al., 1989). Токсичное «цветение» *D. norvegica* наблюдалось у побережья Новой Шотландии. Показано, что токсичность клеток, вызывающих «цветение» *D. norvegica*, зависит от стадии жизненного цикла, что справедливо также для *D. acuminata* и *D. acuta* (Subba Rao, 1995).

В Арктике: моря Гренландское, Норвежское, Баренцево, Белое, Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское, Чукотское и Баффина, Гудзонов залив, Арктический бассейн к северу от Шпицбергена. Может доминировать в планктонных пробах.

В других регионах: Девисов и Датский проливы, северная Атлантика у побережья Северной Америки до северо-западного побережья Испании севернее 35° с. ш., Черное и Берингово моря, западная часть Охотского моря, северная часть Японского моря.

Один из немногих аркто-бореальных видов динофлагеллат.

D. rotundata Clap. et Lachm. 1859. Один из немногих гетеротрофных токсичных видов динофлагеллат. Вырабатывает динофизис-токсин-1 (Lee et al., 1989).

В Арктике: моря Гренландское, Норвежское, Баренцево, Белое, Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское, Чукотское и Баффина, Гудзонов залив. Может доминировать в планктонных пробах.

В других регионах: северная и южная Атлантика от Девисова и Датского проливов до островов Огненная Земля и Южная Георгия вдоль американского побережья и от Скандинавии до 16° ю. ш. вдоль побережья Африки; Средиземное и Черное моря, Аденский залив, Аравийское море; от Берингова моря до юго-восточного побережья Австралии в западной Пацифике и до п-ова Калифорния в восточной Пацифике, острова Полинезии.

Аркто-бореально-тропический вид.

D. tripos Gourr. 1883. Вырабатывает динофизис-токсин-1 (Lee et al., 1989). Образование покоящихся цист отмечено для *D.* cf. *tripos* из прибрежных вод Японии.

В Арктике: единственная находка в Норвежском море у побережья Норвегии около 70° с. ш.

В других регионах: северная и южная Атлантика от 38° с. ш. до 56° ю. ш. вдоль американского побережья и от Скандинавии до 45° ю. ш. вдоль побережья Африки; Средиземное и Черное моря; западная Пацифика — у северного побережья о-ва Хоккайдо, у юго-восточного побережья Австралии и северного острова Новой Зеландии; восточная Пацифика от Калифорнии до 23° ю. ш.

Тропическо-бореальный вид.

Prorocentrum lima (Ehr.) Dodge, 1975. Вырабатывает окадаиковую кислоту и динофизис-токсин-1 (Lee et al., 1989). Известны нетоксичные популяции этого вида. В прибрежных водах, омывающих Европу, *P. lima* можно считать безвредным. В голландских водах максимальные концентрации этого вида, до 2×10^5 кл./л, наблюдались в 1980 и 1984 гг. (Kat, 1985).

Бентосный и эпифитный вид, обитающий обычно на макрофитах, на илистом или песчаном грунте в приливо-отливной зоне, в сообществах коралловых рифов и мангровых зарослях, после штормов также в водной толще (Hallegraeff, 1991). Для вида известны покоящиеся цисты.

В Арктике: Белое и Баренцево моря. Встречается в малом количестве.

В других регионах: северная и южная Атлантика от Девисова пролива до 55° ю. ш. вдоль американского побережья и от Скандинавии до 17° ю. ш. у побережья Африки; Средиземное и Черное моря; Индийский океан; западная Пацифика от Камчатки до Тасмании, восточная Пацифика от Калифорнии до 25° ю. ш., центральная экваториальная Пацифика.

Тропическо-бореальный вид. Один из немногих бентосных видов динофлагеллат, обитающих не только в тропических, но и умеренных водах.

Виды-возбудители VSP

VSP (venerupin shellfish poisoning) возникает вследствие потребления человеком некоторых видов двустворчатых моллюсков. Химическая структура и свойства токсина венерупина (по названию рода моллюсков *Venerupin*) точно не определены, хотя сам токсин был выделен полвека назад. Показано, что венерупин поражает печень.

Prorocentrum minimum (Pav.) Schiller, 1933. Известны случаи массового отравления людей в Японии, 34 % случаев с летальным исходом (Taylor et al., 1995). В 1942 г. в Японии умерло 114 человек вследствие отравления венерупином, содержащимся в съеденных двустворчатых моллюсках. Ряд случаев «цветения» *P. minimum* в норвежских, голландских и ирландских водах не сопровождался отравлением людей или накоплением токсинов у мидий (Tangen, 1983; Kat, 1985). На культурах было показано, что выработку токсинов у *P. minimum* стимулировали бактерии, однако токсин вырабатывался и в аксенической культуре этого вида (Grzebyk et al., 1997).

В Арктике: Норвежское и Баренцево моря. Может достигать значительной численности в Норвежском море, в других районах Арктики встречается в незначительном количестве.

В других регионах: северная и южная Атлантика от залива Мэн до 40° ю. ш. вдоль американского побережья, вокруг Европы от южной Балтики до Адриатики; южная часть Индийского океана; западная Пацифика от Камчатки до южной Японии и Кореи, у юго-восточной Австралии, Калифорнийский залив.

Тропическо-бореальный вид. Обитает в морских и солоноватых водах.

Виды-продуценты ихтиотоксинов и гемолизинов

Ихтиотоксины воздействуют на метаболизм рыб и морских беспозвоночных. К ихтиотоксичным соединениям, по-видимому, следует отнести жирные кислоты и галактолипиды, которые повреждают эпителиальные ткани в жабрах рыб. Гемолитические яды, или гемолизины, способны разрушать красные кровяные клетки (в лабораторных условиях это показано на эритроцитах мышей и лошади). Гемолитическим свойством может обладать морская вода, в которой обильно развиваются некоторые виды динофлагеллат, способные вырабатывать гемолитические яды. Как ихтиотоксичные, так и гемолитические соединения могут наносить существенный ущерб морской аквакультуре, вызывая отравление и гибель рыб и двустворчатых моллюсков.

Amphidinium klebsii Kof. et Sw. 1921. В лабораторных условиях показано, что вид вырабатывает ихтиотоксины и гемолитический токсин (Steidinger, 1983; Shimizu, 1987).

В Арктике: Чукотское море, Гудзонов залив. Планкто-бентосный вид, встречающийся в незначительном количестве.

В других регионах: северная Атлантика от залива Мэн до 1° ю. ш. вдоль американского побережья и от Скандинавии до 3° ю. ш. у побережья Африки; Средиземное и Черное моря; у о-ва Хонсю, юго-восточного побережья Австралии, у берегов Калифорнии.

Тропическо-бореальный вид.

Gyrodinium aureolum Hulburt, 1957. Вид вырабатывает гемолитический токсин и ихтиотоксины. Показано, что *G. aureolum* оказывает токсичный эффект на клетки мягких тканей мидий (Widdows et al., 1979). Кроме того, клетки этого вида вырабатывают слизь, которая является переносчиком токсинов. До 1966 г. в Северном море *G. aureolum* не наблюдался. В 1966 г. у берегов Норвегии было зарегистрировано «цветение» *G. aureolum* (Braarud, Heimdal, 1970). Было показано, что эффект действия токсинов отмечался в случаях, когда концентрация клеток этого вида превышала 4×10^6 кл./л. В течение 2 последующих лет вид достиг высокой численности и стал представлять серьезную проблему для рыбоводческих хозяйств на побережье западной Европы (Partensky, Sournia, 1986). Обычно «цветение» *G. aureolum* продолжается 1—2 недели. Однако в 1982 г. у берегов юго-западной Англии оно продолжалось необычайно долго — почти 2 месяца. Предполагается, что не только апвеллинг, но и перенос популяций *G. aureolum* из районов открытого моря может быть причиной «цветения» в прибрежных водах (Lindahl, 1986). Случаи «цветения» *G. aureolum* были зарегистрированы в водах Норвегии, Швеции, Шотландии, Ирландии и Дании. До сих пор не ясно, обитает ли *G. aureolum* в водах Японии, Кореи и Австралии. В этих районах отмечено «цветение» *G. mikimotoi* Miyake et Kominami ex Oda — вида, близкого к *G. aureolum* или конспецифичного с ним, известного также под названием *G. nagasakiense* Takayama et Adachi (Partensky, Sournia, 1986; Partensky et al., 1988).

В Арктике: Норвежское и Баренцево моря. Может достигать значительной численности в Норвежском море, в Баренцевом море встречается единично.

В других регионах: северная Атлантика от Исландии до 34° с. ш. вдоль американского побережья; Северное и Ирландское моря; проливы Ла-Манш, Скагеррак и Каттегат. Имеются сведения о массовом развитии *G. aureolum*, сопровождавшемся гибелью морских животных, у бразильского побережья около 30° ю. ш. (Rosa, Bucelato, 1981).

По-видимому, вид является тропическо-бореальным.

Нетоксичные вредные виды, вызывающие «красные приливы»

Нетоксичные виды могут создавать бескислородные условия, приводящие к гибели рыб, беспозвоночных и водной растительности в мелководных районах. Причиной гибели животных может быть капиллярное кровоизлияние, нарушение газового обмена в жабрах, удушье вследствие избыточной выработки слизи или вторичная инфекция поврежденных тканей. Истощение запасов кислорода может быть результатом интенсивного дыхания водорослей ночью или в сумерки, но чаще является результатом дыхания бактерий в период отмирания организмов, вызвавших «цветение» (Hallegraeff, 1991). Пониженная концентрация кислорода способствует возникновению стрессового состояния у рыб, ухудшая их аппетит. Кроме того, рыбы становятся более восприимчивы к болезням (Hallegraeff, 1995). Многие одноклеточные водоросли способны обильно развиваться при наступлении благоприятных условий. Например, в 1978 г. численность *Heterocapsa rotundata* (Lohm.) Hansen у берегов Норвегии достигала 2.9×10^9 кл./л (Tangen, 1979). Поэтому потенциально вредных видов гораздо больше, чем известно в настоящее время. Некоторые виды динофлагеллат, обычно встречающиеся в незначительном количестве в морях евразийской Арктики, вызывали «цветение» в сопредельных районах: *Amylax triacantha* (Jörg.) Sournia, *Ceratium lineatum* (Ehr.) Cl., *Gonyaulax spinifera* (Clap. et Lachm.) Dies., *Heterocapsa rotundata* (Lohm.) Hansen, *H. triquetra* (Ehr.) Stein, *Polykrikos schwartzii* Bütschli. Ниже приведены сведения о нетоксичных динофлагеллатах, которые отмечены в литературе как возбудители «красных приливов» или как виды, которые нанесли ущерб человеку или морским животным.

Ceratium furca (Ehr.) Clap. et Lachm. 1859. До настоящего времени токсинов в клетках *C. furca* не обнаружено, однако вид может вызывать гибель личинок морских беспозвоночных (Taylor et al., 1995). «Красные приливы», вызванные *C. furca*, отмечались у берегов Японии (Red tide organisms..., 1990).

В Арктике: Норвежское, Баренцево и Чукотское моря. Встречается в незначительном количестве.

В других регионах: почти повсеместно в Атлантическом, Индийском и Тихом океанах; единичные находки в Антарктике (по-видимому, в зоне выселения вида).

Тропическо-бореальный вид.

C. fusus (Ehr.) Duj. 1841. «Красные приливы», вызванные *C. fusus*, отмечались у берегов Японии (Red tide organisms..., 1990).

В Арктике: моря Гренландское, Норвежское, Баренцево, Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское и Чукотское. Может доминировать в планктонных пробах.

В других регионах: почти повсеместно в Атлантическом, Индийском и Тихом океанах, Антарктике.

Вид можно считать космополитным.

C. tripos (O. F. Müller) Nitzsch, 1817. Предполагают, что обильное «цветение» *C. tripos* в 1976 г. в Нью-Йоркской бухте явилось одной из причин массовой гибели рыб и моллюсков в результате создания бескислородных условий в слое придонной воды на площади 13 000 км² (Taylor, 1987).

В Арктике: моря Гренладское, Норвежское, Баренцево, Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское и Чукотское. Может доминировать в планктонных пробах.

В других регионах: почти повсеместно в Атлантическом, Индийском и Тихом океанах, единичные находки в Антарктике — у о-ва Южная Георгия, у западного побережья Антарктического п-ова и в море Беллинсгаузена (по-видимому, в зоне выселения вида).

Тропическо-бореальный вид.

Gonyaulax polygramma Stein, 1883. Известны случаи гибели морской фауны у берегов юго-восточного Китая и южной Африки, вызванные *G. polygramma* (Taylor et al., 1995).

В Арктике: Белое, Баренцево, Карское и Чукотское моря. Встречается в незначительном количестве.

В других регионах: северная и южная Атлантика от Датского пролива до 45° ю. ш. вдоль американского побережья и от южного побережья Скандинавии до 17° ю. ш. у побережья Африки; Средиземное и Черное моря; Индийский океан; западная Пацифика от Курильских о-вов до юго-восточной Австралии, восточная Пацифика от Калифорнии до 35° ю. ш., центральная экваториальная Пацифика.

Тропическо-бореальный вид.

Lingulodinium polyedra (Stein) Dodge, 1989. Вид способен к образованию покоящихся цист, которые могут доминировать в поверхностном слое осадков. Цисты имеют тенденцию накапливаться в большем количестве в прибрежных районах океана (Dodge, Harland, 1991). У западного побережья Шотландии концентрация вегетативных клеток в водной толще во время «цветения» летом 1983 г. достигала 1.48×10^5 кл./л (Lewis et al., 1985). «Красные приливы», образованные *L. polyedra*, были зарегистрированы у берегов южной Калифорнии начиная с 1917 г. (Allen, 1943).

В Арктике: моря Баффина, Норвежское, Баренцево, Карское, Чукотское. Встречается в незначительном количестве.

В других регионах: северная и южная Атлантика от Датского пролива до 45° ю. ш. вдоль американского побережья и от Скандинавии до 10° ю. ш. у побережья Африки; Средиземное и Черное моря; северная часть Индийского океана; западная Пацифика от о-ва Хоккайдо до юго-восточной Австралии и северного острова Новой Зеландии, восточная Пацифика от Калифорнии до Эквадора, центральная экваториальная Пацифика.

Тропическо-бореальный вид.

Prorocentrum balticum (Lohm.) Loebl. III, 1970. Может вызывать замор рыбы (Steidinger, 1983). В 1952 и 1969 гг. *P. balticum* вызывал «цветение» в прибрежных водах Норвегии, достигая численности 2.5×10^6 кл./л (Tangen, 1979).

В Арктике: Норвежское, Баренцево, Белое и Карское моря. Встречается в незначительном количестве.

В других регионах: северная и южная Атлантика от Девисова и Датского проливов до 45° ю. ш. вдоль американского побережья и от Скандинавского п-ова до 12° ю. ш. у побережья Африки; Северное, Балтийское, Средиземное и Черное моря; юго-западная часть Индийского океана; западная Пацифика от Камчатки до Кораллового моря, Калифорнийский залив, острова Полинезии. Единичная находка в Антарктике сомнительна.

Тропическо-бореальный вид. Обитает в морской и солоноватой воде.

P. micans Ehr. 1883. «Цветение» инициируется массовым развитием бентосных цист этого вида, взмученных со дна. Сведения о токсичности *P. micans* противоречивы. Токсичное «цветение» этого вида отмечалось у берегов Чили и Голландии. Случаи нетоксичного «цветения» были зарегистрированы у берегов Норвегии, Калифорнии, Австралии. В 1975 г. численность *P. micans* при «цветении» у берегов Норвегии достигала 4.85×10^7 кл./л (Tangen, 1979).

В Арктике: Норвежское море. Известна одна находка в Чукотском море. Встречается в незначительном количестве.

В других регионах: северная и южная Атлантика от Девисова пролива до 28° ю. ш. вдоль американского побережья и от Скандинавии до 25° ю. ш. у побережья Африки; Средиземное и Черное моря; южная часть Индийского океана; западная Пацифика от Камчатки до юго-восточной Австралии и северного острова Новой Зеландии, восточная Пацифика от Калифорнийского залива до 15° ю. ш.

Тропическо-бореальный вид. Обитает в морской и солоноватой воде.

Protoceratium reticulatum (Clap. et Lachm.) Bütschli, 1885. Известны случаи гибели морской фауны у берегов юго-восточного Китая и южной Африки

(Reinecke, 1967; Taylor et al., 1995). Вид способен образовывать покоящиеся цисты. В поверхностном слое осадков в северо-восточной Атлантике цисты обычно встречаются в большом количестве (Dodge, Harland, 1991).

В Арктике: у побережья п-ова Мелвилл и в проливе Ланкастер (канадская Арктика), моря Баренцево, Белое, Карское, Чукотское и Баффина. Вегетативная стадия встречается в незначительном количестве в планктонных пробах. Покоящиеся цисты могут быть обильны в поверхностном слое осадков (Matthiessen, 1991).

В других регионах: северная и южная Атлантика от Девисова пролива до 48° ю. ш. вдоль американского побережья и от Скандинавии до 10° ю. ш. у побережья Африки; Средиземное и Черное моря; Индийский океан у юго-восточного побережья Африки, Красное море, Аденский залив; западная Пацифика от Камчатки до Тасмании, у побережья п-ова Калифорния, острова Полинезии.

Аркто-бореально-тропический вид.

Scrippsiella trochoidea (Stein) Steidinger et Balech, 1977. Нетоксичный вид, способный создавать бескислородные условия в мелководных заливах. Образует покоящиеся цисты. В 1977 г. численность *S. trochoidea* во время «цветения» у побережья Норвегии достигала 1.7 × 10^6 кл./л (Tangen, 1979).

В Арктике: у побережья п-ова Мелвилл (канадская Арктика), моря Норвежское, Баренцево, Белое, Карское, Лаптевых и Чукотское. Встречается в незначительном количестве.

В других регионах: северная и южная Атлантика от Девисова пролива до 38° ю. ш. вдоль американского побережья и от Скандинавии до 10° ю. ш. у побережья Африки; Средиземное, Черное и Аральское моря; Индийский океан у юго-восточного побережья Африки, Аравийское море, Бенгальский залив; северная часть Берингова моря, Японское море, западная Пацифика от о-ва Хонсю до южного побережья Австралии, восточная Пацифика от п-ова Калифорния до 35° ю. ш. Известны находки из тихоокеанского сектора Антарктики, требующие проверки.

По-видимому, вид является аркто-бореально-тропическим. Обитает в морских и солоноватых водах.

Данные по географическому распространению динофлагеллат, обсуждаемых в настоящей статье, противоречат мнению Г. В. Коноваловой (1992а) о том, что возбудителями «красных приливов» обычно являются космополитные виды. Это мнение, по-видимому, основано на достаточно вольной трактовке термина «космополит» при отсутствии данных о географическом распространении динофлагеллат, вызывающих «красные приливы», в полярных областях. Представленные в настоящей статье данные показывают, что по крайней мере в умеренных водах более 50 % динофлагеллат-возбудителей «красных приливов» — тропическо-бореальные виды. При этом не учтены сведения о многочисленных тропических и тропическо-бореальных видах из родов *Alexandrium*, *Cochlodinium* Schutt, *Coolia* Meunier, *Dinophysis*, *Gambierdiscus* Adachi et Fukuyo, *Gonyaulax* Dies., *Gymnodinium*, *Noctiluca* Suriray, *Ostreopsis* Schmidt, *Pfiesteria* Steidinger et Burkholder, *Pheopolykrikos* Chatton, *Prorocentrum, Pyrodinium* Plate и др.

Кроме DSP, PSP и VSP, обсуждаемых в настоящей статье, различаются NSP, CFP и ASP. NSP (neurotoxic shellfish poisoning) — отравление человека нейротоксинами моллюсков, обусловлено некоторыми видами динофлагеллат, *Gymnodinium breve* Davis и *G.* cf. *breve.* Со времени обнаружения NSP в 1987 г. заболевание было зарегистрировано на атлантическом побережье США и в Новой Зеландии. CFP (ciguatera shellfish poisoning) — отравление человека некоторыми видами тропических коралловых рыб вследствие накопления в тканях рыб токсинов, вырабатываемых бентосными видами динофлагеллат — *Gambierdiscus toxicus* Adachi et Fukuyo, *Prorocentrum lima* и видами рода *Ostreopsis.* Они обитают на слоевищах красных, бурых и зеленых макроскопических водорослей в качестве эпифитов. Симптомы CFP могут проявляться в течение нескольких месяцев и даже нескольких лет. ASP (amnesic shellfish poisoning) — отравление моллюсками, сопровождающееся потерей памяти. Происходит вследствие потребления человеком моллюсков, накапливающих токсины диатомовых водорослей рода *Pseudo-nitzschia* H. Perag. in H. et M. Perag. Два вида, *P. pseudodelicatissima* (Hasle) Hasle и *P. seriata* (Cl.) H. Perag. in H. et M. Perag., обитают в Арктике и способны вырабатывать токсичную окадаиковую кислоту.

Почти ничего не известно о морских бентосных видах динофлагеллат, обитающих в евразийской Арктике. Можно ожидать находки псаммофильных видов, способных вырабатывать токсины. Не только морские, но и пресноводные динофлагеллаты способны вырабатывать токсины. Результаты экспериментов показали, что токсин гленодинин, содержащийся в клетках *Peridinium polonicum* Wolosz., обитающего в озерах Европы, Азии и Северной Америки, воздействует на рыб (Shimizu, 1987). Открытие и изучение структуры и свойств новых токсинов, выделенных из клеток микроводорослей, продолжается.

Источники информации по вредным и токсичным водорослям

Как было указано, основные сведения об организмах-возбудителях «красных приливов» и их токсичности содержатся в трудах международных совещаний. Результаты исследований многих специалистов суммированы в учебных пособиях, сводках и обзорных статьях (Steidinger, 1983; Boalch, 1984; The biology..., 1987; Lassus, 1988; Larsen, Moestrup, 1989; Novel..., 1989; Red..., 1990; Shumway, 1990; Hallegraeff, 1991; Anderson, 1994; Hallegraeff, Bolch, 1992; Manual..., 1995, и др.). С 1992 г. Межправительственная океанографическая комиссия ЮНЕСКО (Intergovenmental Oceanographic Commission (IOC) of UNESCO) издает вестник «Новости о вредных водорослях» (Harmful Algae News. An IOC Newsleter on toxic algae and algal blooms. ISSN 0020—7918), который выходит 2—4 раза в год. Вестник доступен в Internet: http://www.unesco.org/ioc/news/newslet.htm.

За последнее десятилетие в некоторых странах независимо друг от друга были созданы национальные программы по «цветению» вредных водорослей. В 1987 г. Межправительственной океанографической комиссией ЮНЕСКО была учреждена Международная программа по «цветению» вредных водорослей — Harmful Algal Bloom (HAB) Programme. Несколько лет назад было учреждено Международное общество по изучению «цветения» вредных водорослей — International Society for the Study of Harmful Algal Blooms (ISSHAB). Список адресов и сведения о более чем 500 ученых и менеджерах из 56 стран опубликованы в указателе (Harmful algae: An international directory of specialists..., 1995), который также доступен в Internet: http://www.unesco.org/ioc/isisdb/html/habd.htm. В Университете Копенгагена (Дания) существует Научный и коммуникационный центр по изучению вредных водорослей — IOC Science and Communication Centre on Harmful Algae. Центр регулярно организует международные курсы, обеспечивает идентификацию вредных видов водорослей, трудно определяемых или требующих применения специальных методик. В Бедфордском институте океанографии (Канада) организована служба рассылки информации о токсичном фитопланктоне по электронной почте «Phycotoxins». Адреса электронной почты: Lists@scotia.dfo.ca, Silvert@scotia.dfo.ca. Адрес в Internet: http://biomebio.dfo.ca/science/toxins.html. Эта служба может функционировать как форум для обмена мнениями, постановки вопросов и получения ответов от компетентных лиц. Также работает Международная служба информации и помощи по «красным приливам» — International Red Tide Information and Assistance Service (IRTAS). На базе Института таксономической зоологии Университета Амстердама (Нидерланды) существует Экспертный центр по таксономическим определениям (The Expert-Centre for Taxonomic Identification — ETI). Компьютерная программа Linnaeus II, версия 2.0, подготовленная ETI, в настоящее время широко используется для создания региональных банков данных по определенным группам организмов, включая динофлагеллаты. Готовится к выходу версия 3.0 этой программы. В настоящее время идет организация по объединению усилий многих экспертов по ряду направлений: тропические планктонные динофлагеллаты, неритические беспанцирные динофлагеллаты и др. (Gulledge, Faust, 1998). Заинтересованные лица приглашаются к установлению сотрудничества с ETI по адрессу: info@eti.bio.uva.nl.

В России исследования по таксономии, экологии и биогеографии морских динофлагеллат проводятся в Камчатском институте экологии и природопользования ДВО РАН (Петропавловск-Камчатский), Институте биологии моря ДВО РАН (Владивосток) и Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург). Кроме того, морские и пресноводные динофлагеллаты являются объектом исследований в Институте ботаники им. М. Г. Холодного Украинской Академии Наук (Киев).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Жирмунский А. В., Коновалова Г. В. «Красные приливы» в заливе Петра Великого // Биология моря. 1982. № 5. С. 3—6.

Коновалова Г. В. Морфология трех видов *Alexandrium* (*Dinophyta*) из прибрежных вод восточной Камчатки // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 10. С. 1401—1409.

Коновалова Г. В. Морфология *Alexandrium ostenfeldii* (*Dinophyta*) из прибрежных вод восточной Камчатки // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 1. С. 79—82.

Коновалова Г. В. «Красные приливы» в морях (некоторые итоги изучения) // Альгология. 1992а. Т. 1. № 3. С. 18—25.

Коновалова Г. В. «Красные приливы» в дальневосточных морях России и прилегающих акваториях Тихого океана (обзор) // Альгология. 1992б. Т. 2. № 4. С. 87—93.

Коновалова Г. В. Красные приливы у восточной Камчатки (Атлас-справочник). Петропавловск-Камчатский, 1995. 56 с.

Коновалова Г. В. Динофлагелляты (*Dinophyta*) дальневосточных морей России и сопредельных акваторий Тихого океана. Владивосток, 1998. 300 с.

Пропп Л. Н., Кузнецов Л. Л., Коновалова Г. В., Добряков Ю. И. Гидрохимические, гидробиологические и физиологические исследования «красного прилива» в заливе Петра Великого // Биология моря. 1982. № 5. С. 9—14.

Рыжов В. М., Русанов В. П., Латышев В. С. Химико-биологическая индикация водных масс Чукотского моря // Тр. Аркт. и Антаркт. науч.-исслед. ин-та. Л., 1984. Т. 368. С. 26—40.

Селина М. С. Распределение потенциально токсичных динофитовых водорослей рода *Dinophysis* в заливе Восток Японского моря // Биология моря. 1993. № 5. С. 23—29.

Селина М. С., Коновалова Г. В. Морфология *Alexandrium insuetinum* (*Dinophyta*) из залива Петра Великого (Японское море) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 12. С. 86—90.

Симакова Н. К., Орлова Т. Ю., Селина М. С. «Красный прилив», вызванный водорослью *Chattonella* sp. в Амурском заливе Японского моря // Биология моря. 1990. № 5. С. 77—78.

Стоник И. В. Потенциально токсичная динофитовая водоросль *Prorocentrum minimum* в Амурском заливе Японского моря // Биология моря. 1994. Т. 20. № 6. С. 419—425.

Турпаева Е. П. Питание и пищевые группировки морских донных беспозвоночных // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1953. Т. 7. С. 259—299.

Allen W. E. «Red water» in La Jolla Bay in 1942 // Trans. Am. Microsc. Soc. 1943. Vol. 62. P. 262—264.

Anderson D. M. Toxic algal blooms and red tides: a global perspective // Red tides: biology, environmental science, and toxicology / Ed. by T. Okaichi, D. Anderson, T. Nemoto. New York et al., 1989. P. 11—16.

Anderson D. M. Red tides // Sci. Amer. 1994. August. P. 52—58.

Ballast water. Australian Quarantine and Inspection Service. Canberra, 1992. 15 p.

Boalch G. T. Algal blooms and their effects on fishing in the English Channel // Hydrobiologia. 1984. Vol. 116/117. P. 449—452.

Bolch C. J., Hallegraeff G. M. Chemical and physical treatment options to kill toxic dinoflagellate cysts in ships' ballast water // J. Marine Env. Engg. 1993. Vol. 1. P. 23—29.

Braarud T., Heimdal B. R. Brown water on the Norwegian coast in autumn 1966 // Nytt Mag. Bot. 1970. Vol. 17. P. 91—97.

Carlton J. T. Transoceanic and interoceanic dispersal of coastal marine organisms: the biology of ballast water // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 1985. Vol. 23. P. 313—371.

Dodge J. D., Harland R. The distribution of planktonic dinoflagellates and their cysts in the eastern and northeastern Atlantic Ocean // New Phytol. 1991. Vol. 118. P. 593—603.

Grzebyk D., Denardou A., Berland B., Pouchus Y. F. Evidence of a new toxin in the red-tide dinoflagellate *Prorocentrum minimum* // J. Plankton Res. 1997. Vol. 19. N 8. P. 1111—1124.

Gulledge R. A., Faust M. A. Multimedia dinoflagellate identification // Harmful Algae News. An IOC Newsletter on toxic algae and algal blooms. 1998. N 17. P. 16—18.

Hallegraeff G. M. Aquaculturists' guide to harmful Australian microalgae. Hobart, 1991. 111 p.

Hallegraeff G. M. A review of harmful algal blooms and the apparent global increase // Phycologia. 1993. Vol. 32. N 2. P. 79—99.

Hallegraeff G. M. Harmful algal blooms: a global overview // Manual on harmful marine microalgae / Ed. by G. M. Hallegraeff, D. M. Anderson, A. D. Cembella. Paris, 1995. P. 1—22.

Hallegraeff G. M., Bolch C. J. Transport of diatom and dinoflagellate resting spores in ships' ballast water: implications for plankton biogeography and aquaculture // J. Plankton Res. 1992. Vol. 14. N 8. P. 1067—1084.

Hallegraeff G. M., Bolch C. J., Bryan J., Koerbin B. Microalgal spores in ships' ballast water: a danger to aquaculture // Toxic marine phytoplankton / Ed. by E. Granéli, B. Sundström, L. Edler, D. M. Anderson. New York, 1990. P. 475—480.

Hansen P. J., Cembella A. D., Moestrup Ø. The marine dinoflagellate *Alexandrium ostenfeldii*: paralytic shellfish toxin concentration, composition, and toxicity to a tintinnid ciliate // J. Phycol. 1992. Vol. 28. P. 597—603.

Harmful algae / Ed. by B. Reguera, J. Blanco, M. L. Fernandez, T. Wyatt. Santiago de Compostela, Spain, 1998. x + 613 p.

Harmful algae: An international directory of experts in toxic and harmful algae and their effects on fisheries and public health / Ed. by A. W. White, T. L. Frady. IOC Inform. Doc. N 1015. Paris, 1995. 127 p.

Harmful marine algal blooms / Ed. by P. Lassus, G. Arzul, E. Erard, P. Gentien, C. Marcaillou. Paris, 1995. 904 p.

Kat M. Dinophysis acuminata blooms, the distinct cause of Dutch mussel poisoning // Toxic dinoflagellates / Ed. by D. M. Anderson, A. W. White, D. G. Baden. New York et al., 1985. P. 73—84.

Konovalova G. V. Phytoplankton blooms and red tides in the Far East coastal waters of the USSR // Red tides: biology, environmental science and toxicology / Ed. by T. Okaichi, D. M. Anderson, T. Nemoto. New York, 1989. P. 97—100.

Konovalova G. V. Toxic and potentially toxic dinoflagellates from the Far East coastal waters of Russia // Toxic phytoplankton blooms in the sea / Ed. by T. Smayda, Y. Shimizu. New York, 1993a. P. 275—279.

Konovalova G. V. Toxic and potentially toxic *Alexandrium* Halim species (*Dinophyta*) from the coastal waters of eastern Kamchatka // Альгология. 1993b. Т. 3. № 3. С. 49—52.

Konovalova G. V. Harmful dinoflagellate blooms along the eastern coast of Kamchatka // Harmful Algae News. An IOC Newsletter on toxic algae and algal blooms. 1993c. N 4. P. 2.

Konovalova G. V. The dominant and potentially dangerous species of phytoflagellates in the coastal waters of East Kamchatka // Harmful marine algal blooms / Ed. by P. Lassus, G. Arzul, E. Erard, P. Gentien, C. Marcaillou. Paris, 1995. P. 169—174.

Larsen J., Moestrup Ø. Guide to toxic and potentially toxic marine algae. Copenhagen, 1989. 61 p.

Lassus P. Plancton toxique et plancton d'eaux rouges sur les côtes européennes. Brest, 1988. 111 p.

Lee J.-S., Igarashi T., Fraga S. et al. Determination of diarrhetic shellfish toxins in various dinoflagellate species // J. Appl. Phycol. 1989. Vol. 1. N 2. P. 147—152.

Lewis J., Tett P., Dodge J. D. The cyst-theca cycle of *Gonyaulax polyedra* (*Lingulodinium machaerophorum*) in Creran, a Scottish west coast sea-loch // Toxic dinoflagellates / Ed. by D. M. Anderson, A. W. White, D. G. Baden. New York et al., 1985. P. 85—90.

Lindahl O. Offshore growth of *Gyrodinium aureolum* (*Dinophyceae*) — the cause of coastal blooms in the Skagerrak area? // Sarsia. 1986. Vol. 71. P. 27—33.

Manual on harmful marine microalgae. IOC manuals and guides N 33 / Ed. by G. M. Hallegraeff, D. M. Anderson, A. D. Cembella. Paris, 1995. 551 p.

Matthiessen J. Dinoflagellaten-Zysten im Spätquartär des Europäischen Nordmeeres: Palökologie und Paläo-Ozeanographie. GEOMAR Rep. 7. Kiel, 1991. 104 S., 5 Taf.

Medcof J. C. Living marine animals in a ships' ballast water // Proc. Natl. Shellfish Assoc. 1975. Vol. 65. P. 11—12.

Novel phytoplankton blooms: causes and impacts of recurrent brown tides and other unusual blooms. Lecture notes on coastal and estuarine studies / Ed. by E. M. Cosper, V. M. Bricelj, E. J. Carpenter. Berlin, 1989. 799 p.

Okolodkov Y. B. A checklist of dinoflagellates recorded from the Russian Arctic seas // Sarsia. 1998. Vol. 83. P. 267—292.

Orlova T., Selina M. S., Stonik I. V. Distribution of harmful microalgae in Peter the Great Bay, the Sea of Japan, Russia // Harmful algae / Ed. by B. Reguera, J. Blanco, M. L. Fernandez, T. Wyatt. Santiago de Compostela, Spain, 1998. P. 86—87.

Ostenfeld C. J. On the immigration of *Biddulphia sinensis* Grev. and its occurrence in the North Sea during 1903—1907 // Medd. Komm. Havunderers. 1908. Serie: Plankton. Vol. 1. P. 1—44.

Partensky F., Sournia A. Le dinoflagellé, *Gyrodinium* cf. *aureolum* dans le plancton de l'Atlantique nord: identification, écologie, toxicité // Cryptogamie. Algologie. 1986. Vol. 7. N 4. P. 251—275.

Partensky F., Vaulot D., Couté A., Sournia A. Morphological and nuclear analysis of the bloom-forming dinoflagellates *Gyrodinium* cf. *aureolum* and *Gymnodinium nagasakiense* // J. Phycol. 1988. Vol. 24. P. 408—415.

Proceedings of the First International Conference on toxic dinoflagellate blooms / Ed. by V. R. LoCicero. Wakefield, 1975. viii + 541 p.

Red tide organisms in Japan: An illustrated taxonomic guide / Ed. by Y. Fukuyo, H. Takano, M. Chihara, K. Matsuoka. Tokyo, 1990. xv + 407 p.

Red tides: biology, environmental science and toxicology / Ed. by T. Okaichi, D. M. Anderson, T. Nemoto. New York, 1989. xii + 489 p.

Reinecke P. Gonyaulax grindleyi sp. nov.: a dinoflagellate causing a red tide at Elands Bay, Cape Province, in December 1966 // J. S. Afr. Bot. 1967. Vol. 33. P. 157—160.

Rigby G. R., Hallegraeff G. M. The transfer and control of harmful marine organisms in shipping ballast water: behaviour of marine plankton and ballast water exchange trials on the MV «Iron Whyalla» // J. Marine Env. Engg. 1994. Vol. 1. P. 91—110.

Rigby G. R., Taylor A. H., Hallegraeff G. M., Mills P. Progress in research and management of ships' ballast water to minimize the transfer of toxic dinoflagellates // Harmful marine algal blooms / Ed. by P. Lassus, G. Arzul, E. Erard, P. Gentien, C. Marcaillou. Paris, 1995. P. 821—824.

Rosa Z. M., Bucelato T. C. Sobre ocorrencia de floracao de *Gyrodinium aureolum* Hulburt (*Dinophyceae*) no litoral Sul do Estado do Rio Grande do Sul, Brazil // Iheringia, Ser. Bot. Porto Alegre. 1981. Vol. 28. P. 169—179.

Scholin C. A., Hallegraeff G. M., Anderson D. M. Molecular evolution of the *Alexandrium tamarense* 'species complex' (*Dinophyceae*): dispersal in the North American and West Pacific regions // Phycologia. 1995. Vol. 34. N 6. P. 472—485.

Shimizu Y. Dinoflagellate toxins // The biology of dinoflagellates / Ed. by F. J. R. Taylor. Oxford et al., 1987. P. 282—315.

Shumway S. E. A review of the effects of algal blooms on shellfish and aquaculture // J. World Aquacult. Soc. 1990. Vol. 21. P. 66—104.

Smayda T. J., White A. W. Has there been a global expansion of algal blooms? If so, is there a connection with human activities? // Toxic marine phytoplankton / Ed. by E. Granéli, B. Sundström, L. Edler, D. M. Anderson. New York, 1990. P. 516—517.

Sournia A. Red tide and toxic marine phytoplankton of the world ocean: an inquiry into biodiversity // Harmful marine algal blooms / Ed. by P. Lassus, G. Arzul, E. Erard, P. Gentien, C. Marcaillou. Paris, 1995. P. 103—112.

Steidinger K. A. A re-evaluation of toxic dinoflagellate biology and ecology // Progress in phycological research / Ed. by F. E. Round, D. J. Chapman. New York, 1983. P. 147—188.

Subba Rao D. V. Life cycle and reproduction of the dinoflagellate *Dinophysis norvegica* // Aquat. Microb. Ecol. 1995. Vol. 9. P. 199—201.

Tangen K. Dinoflagellate blooms in Norwegian waters // Toxic dinoflagellate blooms / Ed. by D. L. Taylor, H. H. Seliger. New York, 1979. P. 179—182.

Tangen K. Shellfish poisoning and the occurrence of potentially toxic dinoflagellates in Norwegian waters // Sarsia. 1983. Vol. 68. P. 1—7.

Tangen K., Dahl E. Harmful phytoplankton in Norwegian waters — an overview // Sixth Intern. Conf. on Toxic Marine Phytoplankton. Abstr. (Nantes, France, 18—22 October 1993). Nantes, 1993. P. 195.

Taylor F. J. R. The taxonomy of harmful marine phytoplankton // Giorn. Bot. Ital. 1992. Vol. 126. N 2. P. 209—219.

Taylor F. J. R., Fukuyo Y., Larsen J. Taxonomy of harmful dinoflagellates // Manual on harmful marine microalgae / Ed. by G. M. Hallegraeff, D. M. Anderson, A. D. Cembella. Paris, 1995. P. 283—317.

The biology of dinoflagellates / Ed. by F. J. R. Taylor. Oxford et al., 1987. 786 p.

Toxic dinoflagellate blooms / Ed. by D. L. Taylor, H. H. Seliger. New York, 1979. xviii + 505 p.

Toxic dinoflagellates / Ed. by D. M. Anderson, A. W. White, D. G. Baden. New York et al., 1985. xviii + 561 p.

Toxic marine phytoplankton / Ed. by E. Granéli, B. Sundström, L. Edler, D. M. Anderson. New York, 1990. xxi + 554 p.

Toxic phytoplankton blooms in the sea / Ed. by T. J. Smayda, Y. Shimizu. Amsterdam, 1993. xxiii + 952 p.

White A. W. High toxin content in the dinoflagellate *Gonyaulax excavata* in nature // Toxicon. 1986. Vol. 24. P. 605—610.

Widdows J., Moore M. N., Lowe D. M., Salkeld P. N. Some effects of a dinoflagellate bloom (*Gyrodinium aureolum*) on the mussel *Mytilus edulis* // J. Mar. Biol. Ass. U. K. 1979. Vol. 59. P. 522—524.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
E-mail: Yuri.Okolodkov@pobox.spbu.ru

Получено 26 II 1999

SUMMARY

Data on the toxicity and geographical distribution of twenty-one potentially harmful and toxic dinoflagellate species found in the Eurasian Arctic seas are briefly summarized. The main types of seafood poisoning in humans produced by dinoflagellates are reviewed. Among reasons accounting for the global expansion of red tides, the dispersion of dinoflagellates with ships' ballast water is discussed in more detail. Harmful and toxic dinoflagellates are assumed to be involuntarily introduced into the Russian Arctic seas. Sources of information on the red tide problem are given.

УДК 581.48 : 582.972

© Т. А. Федотова

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОКРОВОВ СЕМЕНИ В СЕМЕЙСТВЕ *RUBIACEAE* S. L.: РАЗНООБРАЗИЕ, ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ, ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ, СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ

T. A. FEDOTOVA. STRUCTURAL ORGANIZATION OF SEED COVER IN THE *RUBIACEAE* S. L.: DIVERSITY, GENERAL PATTERNS, TAXONOMICAL IMPLICATION, SPECIALIZATION

Изложены результаты анализа структуры главным образом семенной кожуры (СК) в сем. *Rubiaceae*. СК является дериватом интегумента однопокровного семязачатка и в процессе формирования имеет тенденцию к сохранению и специализации экзотестального слоя. Показано видовое (а также у более крупных таксонов) разнообразие признаков клеток экзотесты (КЭ): образование (или отсутствие) вторичных утолщений и их локализация на клеточной стенке. Для некоторых таксонов определены диагностические признаки. В пределах экзотестальности выявлена гистологическая неоднородность СК; она включает 2 структурных аспекта: разнообразие дифференциации КЭ и степень сохранности внутренних слоев интегумента. Вариации в структуре КЭ и СК подтверждаются конкретными примерами с указанием таксона. Определены основные варианты организации СК (1-слойная экзотестальная, многослойная экзомезотестальная и бесструктурная пленчатая до полной утраты СК). В зависимости от структуры экзотестальных клеток выделены типы поверхности семени (ячеистая, бугорчатая, ячеисто-бугорчатая и лакунарная). Обнаружено, что специализация СК связана с морфологическим типом плода. Описаны закономерности строения покровов у крылатых, руминированных и пахихалазальных семян и особенности их васкуляризации. Данные литературы и собственные наблюдения обсуждаются в соответствии с системами семейства (Bremecamp, 1966; Тахтаджян, 1987; Robbrecht, 1988a; Takhtajan, 1997). Особое внимание уделено разнообразию КЭ и СК в крупных таксономических подразделениях — подсемействах в сравнении системы C. B. E. Bremecamp (1966) и последней ее версии E. Robbrecht (1988a). Уточнена терминология. По комплексу признаков СК немногие подсемейства оказываются однородными, большинство из них — полиморфны.

Ключевые слова: *Rubiaceae*, семенная кожура, экзотеста, мезотеста, эндотеста, экзотестальные клетки, поры, антиклинальная (радиальная) и периклинальная (тангенциальная) стенки, руминированные и пахихалазальные семена, поверхность семени, специализация, диагностические признаки, таксономия.

Сем. *Rubiaceae* Juss. — одно из крупнейших среди покрытосеменных, оно включает в себя около 650 родов и 11 000 видов, распространенных космополитно и относящихся к разным жизненным формам, по числу видов занимает 4-е место после *Asteraceae*, *Orchidaceae*, *Fabaceae*, опережая даже *Poaceae* (Mabberley, 1987; Robbrecht, 1988a, 1993a; Takhtajan, 1997). Многие представители *Rubiaceae* имеют большое практическое значение (например, виды *Coffea*, *Cinchona* и др.). Семена чрезвычайно разнообразны по размеру, форме, наличию придатков, окраске, скульптуре поверхности, строению эндосперма и зародыша, семенной кожуры и сочетанию этих признаков. Нередко к семенным покровам (дериватам интегументов) относят различной природы придатки (ариллусы и ариллоиды, крылья, пучки волосков и др.), которые определяют особенности внешней морфологии семени (подробнее для конкретных таксонов см.: Wunderlich, 1971; Robbrecht, 1988a). Вместе с семенной кожурой различного происхождения ткани придатков могут органически участвовать в формировании общих покровов семени. Эта связь (у семенных растений) недостаточно освещена в литературе и является самостоятельной, еще не разработанной, морфологической проблемой структуры семени. Основной задачей настоящей работы явилось обобщение и уточнение (насколько это возможно) литературных данных о строении покровов семени, выявление разнообразия и общих закономерностей структуры семенной кожуры (СК), выделение диагностических признаков и оценка их значения в таксономии семейства, а также оценка уровней организации СК и ее специализации.

Систематика семейства сложна и до сих пор окончательно не разработана. Некоторые ранние и современные системы включают в себя достаточно спорные и сборные таксоны разного уровня. Наряду с диагностическими признаками вегетативных органов, в таксономии семейства использовались признаки репродуктивной сферы, в частности особенности покровных (экзотестальных!) клеток (КЭ) СК (Bremecamp, 1952, 1966; Verdcourt, 1958; Robbrecht, 1984, 1988a; Robbrecht, Puff 1986; Ali, Robbrecht, 1991; Takhtajan, 1997, и др.). К настоящему времени накоплен большой материал (литературных источников около двух сотен) о строении КЭ и СК у многочисленных представителей семейства, который нуждается в осмыслении и систематизации. В предлагаемом обобщении цитируются наиболее важные из них: частные исследования по конкретным таксонам (Robbrecht, 1985, 1988b; Robbrecht, Bridson, Deb, 1993; Robbrecht, Rohrhofer, Puff, 1993; Igersheim, Robbrecht, 1993; De Block, 1995; Puff, Buchner, 1998, и др.) и источники, характеризующие те или иные общие закономерности в строении СК семенных растений (Periasamy, 1962, 1965; Barthlott, 1981, 1984, и др.), а главным образом обобщающие и монографические труды, где можно почерпнуть сведения по эмбриологии, анатомо-морфологическому строению плодов и семян *Rubiaceae* в сочетании с данными систематики (Schumann, 1891; Netolitzky, 1926; Bremecamp, 1952, 1966; Singh, 1964; Verdcourt, 1958; Voughan, 1970; Wunderlich, 1971; Corner, 1976; Robbrecht, 1988a, 1993a, b; Robbrecht, Puff, 1986; Johri et al., 1992, и др.). Существенный вклад в таксономию семейства вносят фундаментальные работы E. Robbrecht — монографа сем. *Rubiaceae* (Robbrecht, 1984, 1985, 1986, 1987, 1988a, b, 1993a, b; Tirvengadum, Robbrecht, 1985; Robbrecht, Puff, 1986, и др.), поражающие огромным числом исследованных таксонов и используемых признаков вегетативной и репродуктивной сферы. Для своих систематических построений авторы широко используют анатомо-морфологические признаки плода и семени, и в частности СК. Большого внимания бесспорно заслуживают основательные исследования систематиков по конкретным таксонам сем. *Rubiaceae* (D. Bridson, S. Darvin, E. Petit, C. Puff, D. Tirvengadum и др.), ссылки на их работы можно найти в цитируемых трудах и в монографии Robbrecht (1988a). Несмотря на обилие литературного материала по отдельным таксонам, в разной степени исследованного, еще не сложилось общего представления о закономерностях и разнообразии строения покровов семян *Rubiaceae*. По-разному структура СК связана с морфологическим типом плода, формированием и распространением диаспоры.

Ранее осуществлялись попытки систематизировать конкретные морфологические признаки «поверхностных» (экзотестальных) клеток СК сем. *Rubiaceae*. Так, C. E. B. Bremecamp (1952) различал их по степени утолщения клеточной оболочки (утолщенная или тонкостенная), размеру пористости внутренней периклинальной стенки (ВПС) (крупные или точечные поры базальной стенки) и ориентации в пространстве антиклинальных стенок (АС) (прямые или извилистые радиальные стенки). Отсутствие методов сканирующей электронной микроскопии (SEM) в то время и использование только светового микроскопа (LM) в отдельных случаях приводило к ошибкам (вследствие светооптических иллюзий) в определении природы тонких и очень мелких структур клеточной оболочки (например, точечной поровости или мельчайших бугорков — зернистости). Это мешало правильному описанию структуры покровных клеток. Полученный с помощью светового и электронного микроскопов большой материал позволил в общем виде классифицировать и уточнить особенности вторичных утолщений клеточных оболочек экзотесты (сплошные и прерывистые (локальные) утолщения НПС, АС и ВПС) главным образом по их форме и расположению (подробнее см.: Robbrecht, Puff, 1986; Robbrecht, 1988a). При этом имелось в виду, что форма и локализация утолщений могут меняться, а на ВПС сплошного утолщения обычно не развивается (?) (только пористая вторичная оболочка типа *Cinchona* — по: Bremecamp, 1952). Позднее был обнаружен и сплошной тип утолщения (*Bertiera*) (Robbrecht, Rohrhofer, Puff, 1993). Похожие типы вторичных утолщений оболочек клеток экзотесты описал F. Netolitzky (1926) в своей классической работе. Утолщение наружной периклинальной (внешней тангенциальной, «крыши клетки») стенки (НПС) он относил к Resedaceae-типу. Утолщение внутренней периклинальной (внутренней тангенциальной, «дна клетки») стенки (ВПС) — к Ericaceae-типу или Solanaceae-типу. Одновременно вторичное утолщение может («брызжейковидно») охватывать антиклинальную (радиальную, боковую) стенку (АС) экзотестальной клетки и уменьшаться в центростремительном или центробежном направлениях.

В этой связи необходимо уточнение некоторых терминологических противоречий. В литературе, так или иначе посвященной анатомическому описанию СК *Rubiaceae*, термин «экзотеста» (exotesta) употребляется широко, т. е. применительно к одному или нескольким наружным дифференцированным (специализированным) слоям СК, сохранившим свое клеточное строение, а «эндотеста» (endotesta) означает совокупность дезинтегрированных внутренних слоев СК (интегумента) (Robbrecht, 1984, 1986, 1988a, b, 1993b; Tirvengadum, Robbrecht, 1985; Robbrecht, Puff, 1986; De Block, 1995, и др.). Подобное использование терминологии E. Corner (1976), возможно, удобно для описания 2 различных по сохранности и дифференциации комплексов ткани СК *Rubiaceae*, развивающихся из многих (нескольких) слоев интегумента: **экзотестального**, сохраняющего свою клеточную структуру, и **эндотестального**, сжатого и бесструктурного. Однако вряд ли оно оправдано для описания семенной кожуры покрытосеменных в целом (весьма разнообразной по своей гистологии и дифференциации интегументальных слоев), так как не отражает происхождения (природы) защитного механического слоя. По этой причине характеристика СК в настоящей работе приводится в соответствии с традиционной современной терминологией, введенной Corner (1976), единой для таксонов с двупокровными и однопокровными семязачатками. Семенную кожуру последних называем **тестой** (testa), а трансформированный из наружной эпидермы клеточный слой **экзотестальным** (exotestal) или **экзотестой** (exotesta), равно как и термин **эндотеста** (endotesta) относим (! только) к единственному слою клеток, дифференцированному из внутренней эпидермы наружного или единственного интегумента, как у семязачатков сем. *Rubiaceae* (Corner, 1976; Сравнительная..., 1985, 1988, 1991, 1992, 1996; Данилова, Кирпичников, 1985; Данилова и др., 1990; Федотова, Арджанова, 1992; Danilova et al., 1995; Федотова, 1996, 1997; Данилова, 1997 и др.).

Особенности строения экзотесты. Представители сем. *Rubiaceae* обладают однопокровными семязачатками обычно с мощным многослойным интегументом. Наружная эпидерма, как правило, сохраняет свою клеточную структуру и дифференцируется в специализированный защитный механический слой — экзотесту. Семена, имеющие такую экзотесту, называются экзотестальными. Остальные слои почти всегда остаются неспециализированными и в разной степени облитерированными, но редко частично дифференцируются (Netolitzky, 1926; Bremecamp, 1952, 1966; Verdcourt, 1958; Singh, 1964; Wunderlich, 1971; Corner, 1976; Robbrecht, Puff, 1986; Robbrecht, 1988a; Johri et al., 1992; Puff, Buchner, 1998, и др.). Очевидно, что важнейшие диагностические признаки необходимо искать в структуре экзотесты.

Морфологическое разнообразие клеток экзотесты (КЭ) связано с формой, размерами, расположением и определенной дифференцировкой вторичных утолщений оболочки. Весь комплекс перечисленных признаков является константным для вида и отражает видовую специфику структуры экзотесты. КЭ остаются более или менее тонкостенными или часто развивают сильно утолщенные вторичные оболочки, которые нередко инкрустируются лигнином и растительными пигментами (танинами). Обычно оболочки подвержены лишь частичному и локальному утолщению; расположение утолщений чрезвычайно варьирует. Они укрепляют всю клеточную оболочку целиком или откладываются только в определенных ее участках, а чаще на внутренней периклинальной (ВПС) и антиклинальных (АС) стенках. Различные по форме и рисунку вторичные утолщения ВПС и АС характеризуют экзотестальный слой СК многих родов (например, *Appunia*, *Bertiera*, *Cinchona*, *Gardenia*, *Guettarda*, *Morinda*, *Randia* и др.), в то время как наружная периклинальная стенка (НПС) остается неутолщенной. Подобные вариации могут встречаться на уровне рода: так, у *Gardenia jovis-tonantis* утолщенная ВПС с порами (Verdcourt, 1958), у *G. florida* утолщения в основном образуются на стыке ВПС и АС, в то время как НПС у этих 2 видов весьма тонкая в отличие от третьего вида — *G. thunbergi* с утолщенными НПС (Netolitzky, 1926). Беспорядочно расположенные извилистые в виде полос утолщения ВПС и АС имеются у *Guettarda*, сетчатые и крупнопористые — у *Cinchona* (Netolitzky, 1926; Bremecamp, 1952, 1966; Verdcourt, 1958; Corner, 1976, и др.), параллельно удлиненные — у *Morinda*, сетчатые — у *Appunia* (Hayden, Dwyer, 1969). Реже встречаются семена с утолщенными НПС (*Belonophora coriacea*, *Diplospora dubia*, *Tarenna pavettoides* и др.) или в сочетании с утолщениями на АС (*T. pavettoides*) и ВПС (*Alibertia acuminata*, *Gleasonia uaupensis*, *Platycarpum orinocense*). Примеров утолщения АС у КЭ очень много (*Cremaspora trifolia*, *Paragenipa lancifolia*, *Uncaria quianensis* и др.) (Rogers, 1984; Robbrecht, Puff, 1986; Robbrecht,1988a). Отмечается, что кольчатые утолщения в экзотестальном слое СК типичны для порядка *Gentianales* и обнаружены у *Rubiaceae* (Bouman, Schier, 1979). *Kraussia floribunda*, *Rothmannia hispida* (Robbrecht, Puff, 1986), виды *Lerchea, Oldenlandia* (Bremecamp, 1952; Farooq, 1953; Shivaramiah, Sankara Rao, 1977), *Borreria hispida* (Farooq, 1952), *Galium aparine*, *Rubia tinctorum* (Harz, 1885; Netolitzky, 1926), *R. cordifolia* (Harz, 1885; Venkateswarlu, Rao, 1958) и др. характеризуются тонкостенной (паренхиматозной) экзотестой. Разнообразие в морфологии КЭ, включающее варьирование формы, образование вторичных утолщений и локализацию на определенных стенках, отражается на скульптуре поверхности семени. Имеющееся разнообразие утолщений указывает на возможность структурных сочетаний. Наиболее часто встречаются комбинации с утолщенными ВПС и АС (и тонкой НПС) или только АС. В этом случае формируется орнаментированная ячеистая поверхность семени. Другой, реже встречающийся вариант связан с выпуклым утолщением НПС или в сочетании с утолщением на АС — поверхность оказывается закономерно бугорчатой. Это не противоречит основным типам утолщений клеток механического слоя СК (Resedaceae-, Ericaceae-, Solanaceae-типам), выделенным F. Netolitzky (1926). Часто утолщения клеточной оболочки неравномерны по толщине, что также влияет на рельеф поверхности семени.

Полости клеток экзотесты, независимо от характера утолщений и пористости оболочек, могут аккумулировать дубильные вещества — танины (флобафены и фитомеланины), которые накапливаются уже на ранних стадиях развития и вместе с инкрустированными оболочками обусловливают темный (коричневый и черный) цвет семени. Иногда пигментации экзотесты придается большое систематическое значение наряду со структурой поверхности («текстурой») клеточных оболочек (Hayden, Dwyer, 1968). Пигментация экзотесты широко распространена среди многочисленных представителей с руминированным (*Lamprothamnus*, *Pouchetia*, *Tarenna* и др.) (Periasamy, Parameswaran, 1965; Robbrecht, Puff, 1986, и др.) и неруминированным (*Borreria*, *Dictyandra*, *Diplospora*, *Galium*, *Hydrophyllax*, *Leptactina*, *Oldenlandia*, *Rubia* и др.) типом семени (Harz, 1885; Farooq, 1952, 1953; Siddiqui, Siddiqui, 1968a, b; Robbrecht, 1984; Ali, Robbrecht, 1991, и др.). Часто танины аккумулируются в клетках тонкостенной экзотесты (*Diplospora*, *Tricalysia* и др.) (Robbrecht, 1985, 1987 и др.).

Диморфизм и полиморфизм клеток экзотесты в зрелом семени. Обычно основная масса клеток экзотесты (основные КЭ) имеет одинаковую структуру по всей поверхности («ядра», тела) семени. Однако встречаются роды (*Coffea*, *Duroia*, *Kailarsenia*, *Pleiocoryne* и др.), виды которых отличаются морфологической неоднородностью основных КЭ или КЭ в определенных частях семени (район рубчика, микропиле, рафе, антирафе, прерафальная часть, дорсальная, вентральная стороны и др.). Неоднородность основных КЭ является видовым признаком. Существует точка зрения, что одной из причин возникновения полиморфизма в структуре экзотесты является локальное механическое давление растущего эндосперма (Robbrecht, 1988a). В частях семени, где давление слабее (на ребрах, гребнях, выступах, руминационных складках), КЭ, как правило, вытянуты антиклинально, и лучше сохраняются внутренние слои интегумента. Плоские или изодиаметрические основные КЭ ближе к району рубчика постепенно сменяются клетками экзотесты, антиклинально вытянутыми (вместе с утолщениями на АС) незначительно (*Ixoroideae*, *Gardenieae*: *Duroia*, *Pleiocoryne*, *Kailarsenia* и др.), сильно — до палисадных (мальпигиевых) клеток (*Cinchonoideae*: *Henriquezieae*; *Rubioideae*: *Spermacoceae*) или даже до папиллозных и трихомоподобных (*Hillioideae*: *Hillieae*, *Hillia*). В целом тонкостенные изодиаметрические КЭ *Pleiocoryne fernandensis* ближе к рубчику развивают мощные фиброзные утолщения у основания АС. Тангенциально уплощенные КЭ семени *Tarenna pavettoides* около рубчика вытягиваются до палисадных и кроме утолщений на НПС дополнительно развивают утолщения на АС. Иногда оболочки клеток в районе рубчика в отличие от основных КЭ сильно утолщаются (*Euclinia longiflora*). На ребрах у плоских семян КЭ вытягиваются радиально и одновременно образуют утолщения на АС, в то время как на латеральных уплощенных сторонах семени они низкие, с массивными утолщениями лишь у основания стенок (*Cinchonoideae*: *Uncaria quianensis*; *Ixoroideae*, *Gardenieae*: *Duroia genipoides*, *Kailarsenia tentaculata*) (Robbrecht, Puff, 1986). Диморфизм клеток экзотесты часто наблюдается у видов с руминированной СК; КЭ, участвующие в образовании складок, неодинаковы по размеру (*Nargedia macrocarpa*, *Tarenna pavettoides* и др.) (Tirvengadum, Robbrecht, 1985, и др.). Наконец, неоднородность КЭ бывает связана с разным антиклинальным удлинением АС (степенью палисадности) у смежных клеток и образованием выступов на поверхности семени (*Urophylloideae*: *Pauridiantha callicarpoides*).

Морфологическая гетерогенность основных экзотестальных клеток, не связанная с положением на семени, характеризует, например, род *Coffea* (*C. arabica*, *C. canephora*, *C. liberica*, *C. stenophylla*). В зрелой СК *C. arabica* наблюдается диморфизм КЭ, представленный механическими и паренхимными элементами (Netolitzky, 1926; Voughan, 1970; Robbrecht, Puff, 1986, и др.). Механические веретеновидные клетки расположены группами закономерно по 2 или более, с утолщенными и одревесневшими пористыми оболочками, вытянутыми тангенциально поверхности, и напоминают фиброзные волокна или каменистые клетки, если концы их ветвятся. Между механическими клетками располагаются по-разному вытянутые и сдавленные, частично облитерированные тонкостенные КЭ. Число включенных в группы волокнистых клеток, их форма, характер пористости видоспецифичны (Fröhner, 1898; Voughan, 1970; Robbrecht, Puff, 1986, и др.). Волокнистые элементы *C. arabica* обнаруживают значительные вариации в длине (от 160 до 600 мкм) и степени разветвления. Их утолщенные и лигнифицированные стенки обладают неодинаковыми по размеру, частыми косыми порами. Существует мнение, что все КЭ СК *Coffea* проходят стадию склерификации, а на поздних этапах развития семени в связи с ростом эндосперма часть их теряет утолщения оболочек (Chevalier, 1947, цит. по: Robbrecht, Puff, 1986).

Особенности строения экзотестальных клеток в подсемействах *Rubiaceae*. В описании раздела фактический материал излагается в соответствии с системой C. Bremecamp (1966) и А. Л. Тахтаджяна (1987).

1. Подсемейство *Cinchonoideae*. Полигональные изодиаметрические или прозенхимные в плане экзотестальные клетки обладают очень крупными порами на утолщенных ВПС, что является главной отличительной особенностью СК данного таксона. Форма, расположение и в меньшей степени размеры (в целом крупных) пор варьируют на уровне триб и родов и коррелируют с формой КЭ. Так, поры преимущественно округлые (*Rondeletia correifolia*, *R. odorata*, *Uncaria quianensis* и др.) или, реже, угловатые (*Cinchona cordifolia*, *C. officinalis*). У подавляющего большинства изученных видов с изодиаметрическими КЭ поры расположены беспо-

рядочно и обычно тем плотнее, чем они мельче. Подобная закономерность как признак проявляется на уровне трибы (*Rondeletieae*, *Sipaneeae*) и всегда у рода *Rondeletia* (*R. correifolia*, *R. odorata*). Многочисленные и относительно мелкие поры *Limnosipanea schomburgkii* отличают этот вид от видов *Sipanea biflora* и *S. hispida* (*Sipaneeae*) с порами немногочисленными и крупными. Поры прозенхимных по форме клеток экзотесты расположены в продольных рядах (*Eleagia* (= *Elaeagia*) *utilis*) или собраны в один ряд (*Sabiceeae*: *Sabicea aspera*; частично *Cinchoneae*: *Uncaria quianensis*). Другим существенным признаком КЭ в этом подсемействе является утолщение АС, обычно без пор: в большинстве случаев оно весьма значительно (*Isertia coccinea*, *Rondeletia correifolia*, *Sipanea biflora* и др.), локализовано ближе к ВПС (*Cinchona ledgeriana*, *Uncaria officinalis*) или занимает АС целиком (*Uncaria quianensis*). Встречаются виды с бугорчатыми утолщениями оболочки между порами (*Limnosipanea schomburgkii*, *Sipanea hispida* и др.) (*Sipaneeae*), иногда довольно частыми (*Isertia coccinea*) (*Mussaendeae*).

2. Подсемейство *Urophylloideae*. Экзотестальные клетки с утолщенными ВПС и АС, в то время как НПС остаются тонкими (трибы *Pauridiantheae*, *Simireae*, *Urophylleae* и др.). Форма клеток полигональная, изодиаметрическая или слегка вытянутая. Существенным отличием КЭ является огромное число мелких точечных пор с узкими каналами, пронизывающими толстые вторичные оболочки ВПС и АС. Множество таких пор может локализоваться только на ВПС (роды трибы *Ophiorrhizeae*; *Pauridiantheae*: *Pauridiantha callicarpoides*, *P. rubra*; *Simireae*: *Sickingia* (=*Simira*) *tinctoria*; *Urophylleae*: *Urophyllum arboreum*), реже и на АС (*Urophylleae*: *Maschalocorymbus corymbosus*; *Pauridiantheae*: *Pampletantha viridiflora*, *Pauridiantha pyramidata*). Толщина вторичных оболочек, размеры и плотность поровых каналов варьируют в пределах трибы (*Pauridiantheae*, *Urophylleae*) или сохраняются постоянными (*Ophiorrhizeae*: *Ophiorrhiza nerterifolia*, *Spiradiclis caespitosa*, *Virectaria multiflora*). Встречаются виды с очень толстыми (*Pampletantha viridiflora*, *Maschalocorymbus corymbosus*) и тонкими (*Pauridiantha pyramidata*, *Sickingia tinctoria*, *Urophyllum arboreum*) вторичными стенками, с несколько увеличенными (*Pauridiantha rubra*) или очень мелкими и частыми (*Pauridiantha pyramidata*, *Sickingia tinktoria*, *Urophyllum arboreum*) порами. В отношении утолщения оболочек и характера пористости рода трибы *Ophiorrhizeae* поразительно сходны, если не принимать во внимание форму КЭ, которая имеет все переходы от многоугольно-изодиаметрической (*Ophiorrhiza nerterifolia*) до прозенхимной (*Virectaria multiflora*) (Bremecamp, 1952). Таксономическое положение триб *Simireae* и *Ophiorrhizeae* не определено окончательно (Robbrecht, 1988a). В структуре КЭ этих триб в целом нет резких различий, кроме плотности пор на ВПС и дополнительных бугорчатых образований у *Ophiorrhizeae*.

3. Подсемейство *Pomazotoideae* (с единственной трибой *Pomazoteae*). Основным и общим признаком экзотестальных клеток является слабое утолщение их оболочек (*Lerchea*, *Oldenlandia*, *Pomasota*) (Bremecamp, 1952; Farooq, 1953; Shivaramiah, Sancara Rao, 1977, и др.). При этом АС могут быть прямыми (*Lerchea longicauda*, многие виды *Oldenlandia*, *Pomasota scabiosiflora*) или волнисто-извилистыми (*Oldenlandia capensis*, *O. cephalotes*, *O. corymbosa*, *O. verticillata*), а ВПС — пористыми либо пористыми и бородавчато-бугорчатыми одновременно (*Lerchea longicauda*, виды *Oldenlandia*, *Pomazota scabiosiflora*), либо без видимых пор (?) (*Oldenlandia*). Заполнение полости КЭ танинами в зрелой СК — частое явление у представителей *Oldenlandia*. Достаточно полно изучен род *Oldenlandia* (более 30 видов), у которого наблюдаются все переходы в ориентации АС от прямой до извилистой (*Oldenlandia cephalotes*, *O. greenwayi*, *O. microcarpa*, *O. rupicola* и др.); строение оболочки и ее пористость у отдельных видов структурно сочетаются в различных комбинациях. У изученных видов *Lerchea* и *Pomazota* наблюдаются утолщения на ВПС в виде бугорков. Бугорчатые ВПС в трибе *Pomazoteae* (Bremecamp, 1952, 1966), возможно, гомологичны пористым стенкам *Isertieae* подсемейства *Cinchonoideae* (Robbrecht, 1988a), что, по-видимому, требует дополнительного анализа.

4. Подсемейство *Gleasonioideae.* У рода *Gleasonia* (выделенного в ранг самостоятельного подсемейства) экзотестальные клетки имеют крупносетчатые вторичные утолщения на ВПС и АС (*G. duidiana*, *G. uaupensis*) и обширные участки неутолщенной первичной оболочки, которые можно считать гомологичными крупным порам. У *G. macrocalyx*, в отличие от 2 указанных видов утолщения КЭ неравномерны (Bremecamp, 1952). У близких к *Gleasonia* родов *Henriquezia* и *Platycarpum* утолщения также крупносетчатые, но несколько иного рисунка (*Henriquezia verticillata*, *Platycarpum orinocense*), более сходного между собой. У *Gleasonia* и *Platycarpum* (Rogers, 1984) могут утолщаться еще и НПС: у *Platycarpum orinocense* они папиллозно вытянуты, с тонкими перекрещивающимися полосками утолщений на вершинах.

5. Подсемейство *Guettardoideae.* Группа родства «*Guettardoideae*» с трибами *Alberteae*, *Cephalantheae*, *Guettardeae* и др. (Robbrecht, 1988a) имеет тонкую СК с паренхиматозными КЭ (большая часть первичной оболочки которых не утолщена). Вторичные утолщения тонкие, изящные и развиваются преимущественно на ВПС (*Alberteae*) или на ВПС и АС одновременно (*Cephalantheae*), или только на АС (*Guettardeae*). У *Cephalanthus occidentalis* КЭ плоские, удлиненной формы, с утолщениями без пор на АС и тонким крупносетчатым утолщением ВПС, чередующимся с обширными участками неутолщенной оболочки. НПС обычно тонкие. Отмечены утолщенные без каких-либо других структур оболочки КЭ у рода *Timonius* (*Guettardeae*) (Wunderlich, 1971).

6. Подсемейство *Ixoroideae.* СК чрезвычайно разнообразна, и не только по структуре экзотестального слоя. КЭ с утолщениями на ВПС, НПС и АС в разных комбинациях (*Gardeniinae*, *Ixoreae* и др.) или на одной из них (*Gardenieae* и др.) (Robbrecht, Puff, 1986; Robbrecht, 1988a; Robbrecht, Rohrhofer, Puff, 1993). Расположение и форма фиброзных утолщений обнаруживают большие вариации даже в пределах рода (*Gardenia* и др.): на ВПС и АС (*G. florida* и др.), на НПС (*G. thunbergi*) (Netolitzky, 1926). У отдельных таксонов экзотестальные клетки утолщены одновременно на ВПС, НПС и АС (*Alibertia acuminata* и др.) или только на АС (*Cremaspora trifolia* и др.); часто встречается вариант одновременного утолщения АС и ВПС (много примеров) и реже на НПС (*Belonofora coriacea* и др.) (Robbrecht, Puff, 1986; Robbrecht, 1988a, 1993a). У *Pavetteae* (= *Ixoreae*) оболочки экзотесты преимущественно тонкостенные, но если утолщены, то НПС (*Dictyandra*, *Leptactina*, *Tarenna*) (Robbrecht, 1984; Robbrecht, 1988a), как у некоторых других видов *Gardenieae* (*Diplospora dubia* и др.). В пределах рода *Diplospora* мы находим самые различные варианты утолщений КЭ (Ali, Robbrecht, 1991).

Складчатая экзотеста характеризует руминированные семена (см. ниже), относящиеся к разным трибам: *Gardenieae* (*Randia*), *Ixoreae* (*Tarenna*), *Hypobathreae* (*Nargedia*) и др. Структура экзотесты руминированных семян соответствует видовым особенностям СК. В трибе *Coptosapelteae* (*Coptosapelta*, *Crossopterix*) КЭ крупнопористые, как у *Cinchona* (*Cinchonoideae*), но в целом с более мелкими порами. Род *Acranthera* (*Acranthereae*) характеризуется густой мелкой поровостью. В трибе *Chiococceae* КЭ тонкостенные или с изящными утолщениями на ВПС и АС (Robbrecht, 1988a). Менее характерные для *Ixoroideae* тонкостенные паренхиматозные КЭ имеются у *Nargedia macrocarpa* (*Hypobathreae*) (Tirvengadum, Robbrecht, 1985), *Kraussia floribunda* (*Hypobathreae*), *Rohtmannia hispida* (*Gardenieae*) (Robbrecht, Puff, 1986) и др. В пределах данного подсемейства встречаются таксоны с сильно разрушенной пленчатой СК и облитерированным экзотестальным слоем (*Himalrandia*) или не имеющие его вовсе (без СК) (*Aulacocalyx*, *Alleizettella*, и др.) (Robbrecht, Puff, 1986) (см. ниже). Среди представителей этой гетероморфной группы немало примеров с ди- и полиморфизмом экзотестальных клеток на семени. СК *Coffea* отличается своей резкой дифференцировкой клеток экзотестального слоя (см. выше).

7. Подсемейство *Rubioideae.* По строению КЭ эта группа неоднородна. Экзотеста с сильным вторичным утолщением клеточных оболочек (*Coccocypseleae*,

Morindeae s. l., *Schradereae* и др.) (Bremecamp, 1952, 1966; Hayden, Dwyer, 1969; Robbrecht, 1988a, и др.) и с тонкостенными и слабо утолщенными стенками КЭ (*Cruckshanksieae*: *Anotis hirsuta*, *A. lancifolia*; *Hamelieae*: *Hamelia axillaris*; *Morindeae* s. str.: *Morinda*; *Rubieae*: *Galium aparine*, *Rubia cordifolia*, *R. tinctorum*; *Spermacoceae*: *Borreria hispida* и др.) (Harz, 1885; Netolitzky, 1926; Bremecamp, 1952, 1966; Venkateswarlu, Rao, 1958; Ahmad, 1978; Igersheim, Robbrecht, 1993, и др.). Характер пористости и толщина оболочек, сильно варьирующие в подсемействе, являются константными признаками на уровне рода или трибы. Мелкоточечная густая пористость обычно свойственна сравнительно тонкостенным КЭ *Anotis hirsuta*, *Hamelia axillaris*. Мощные крупносетчатые утолщения ВПС, которые различаются между собой по характеру рисунка, развиваются у родов *Appunia* и *Morinda* (*Morindeae*). В трибе *Knoxieae* КЭ с тонкими изящными утолщениями оболочек. У сильно утолщенных КЭ трибы *Schradereae* имеются редкие тонкие поровые каналы (мелкие поры) (*Schradera polycephala*), или они отсутствуют вовсе (*Lucinaea montana*). Руминированная СК представлена в трибе *Psychotrieae* (*Psychotria*) и, как правило, не имеет утолщенного экзотестального слоя. Он почти облитерирован в трибе *Craterispermeae* (*Craterispermum* — *Ixoroideae* или *Rubioideae*?).

8. Подсемейство *Hillioideae*. Экзотеста *Hillia* крупноклетная с крупносетчатым вторичным утолщением оболочек на всех стенках и соответственно крупными порами. Основные КЭ *H. parasitica*, расположенные на теле («ядре») семени, папиллозно вытянуты и являются трихомоподобными крупносетчатыми клетками (Robbrecht, 1988a; Puff, Buchner, 1998). У *H. tubiflora* они удлиненные с поверхности и с более тонкими поперечными кольчато-полосчатыми утолщениями оболочек (Bremecamp, 1952)..

Важное значение в становлении структуры семенной кожуры зрелых семян имеет степень дезинтеграции внутренних слоев интегумента однопокровного семязачатка.

Многослойная (экзомезотестальная) СК формируется в результате сохранения и дифференциации гиподермальных слоев интегумента. У некоторых таксонов (*Oldenlandia*, *Paragenipa*, *Rubia* и др.) из разных подсемейств (*Ixoroideae*, *Pomazotoideae*, *Rubioideae* и др.) мезотестальные слои в зрелых семенах сохраняют свое клеточное строение (Ganapathy, 1956; Venkateswarlu, Rao, 1958; Shivaramiah, Sankara Rao, 1977; Tirvengadum, Robbrecht, 1985, и др.). Сохранность их различна. У рода *Pagamaea* (Netolitzky, 1926) и отдельных видов *Sherardia* (*S. arvensis*) (Lloyd, 1902) СК представлена экзотестой и, местами, удвоенным слоем тонкостенных клеток с лежащими под ним бесструктурными остатками интегумента. Зрелая СК из 2 клеточных слоев обнаружена у *Vaillantia* (= *Valantia*) *hispida* (Lloyd, 1902), *Galium* (Fagerlind, 1937), *Galium asperifolium* (Farooq, 1960; Singh, 1964), из 3 слоев — у *Oldenlandia gracilis* (Shivaramiah, Sankara Rao, 1977), *O. alata*, *Dentella repens* (Raghavan, Rangaswamy, 1941), *Oldenlandia gracilis* (Shivaramiah, Sankara Rao, 1977), из 4 — нескольких слоев — у *Rubia cordifolia* (Venkateswarlu, Rao, 1958), из 7—8 слоев — у *Hydrophyllax maritima* (Ganapathy, 1956; Corner, 1976; Johri et al., 1992). С многослойностью СК у *Hydrophyllax*, однако, не все согласны (Wunderlich, 1971), часть клеточных слоев с утолщенными стенками относят к эндоспермальной ткани (?).

Немногие роды (*Didymosalpinx* и *Paragenipa*) имеют экзомезотестальные семена с многослойной специализированной мезотестой, не связанной с руминацией (см. ниже). «Многослойная экзотеста» (терминология E. Robbrecht, 1988a, b) в роде *Didymosalpinx* (*D. abbeokutae*, *D. lanciloba*) составляет 2-ярусную ткань из многих слоев утолщенных волокон, ориентированных перпендикулярно друг другу и окруженных пульпозной мякотью плода (Robbrecht, 1986, 1988a, b). Удлиненной формы КЭ *Paragenipa lancifolia* характеризуются мощными Ф-образными утолщениями АС; они подстилаются 1—3 слоями (аналогично утолщенными и меньшими по размеру) клеток мезотесты; тонкие ВПС частью локально утолщены (семена развиваются в костянковидных плодах с тонким пергаментным эндокарпием) (Tirvengadum, Robbrecht, 1985). Подобное строение СК выявлено у *Cremaspora trifolia* (Robbrecht, Puff, 1986). Часто многослойность СК связана с руминацией семени (см. ниже) и проявляется на выступах руминированных складок, при этом характер утолщений мезотестальных слоев сохраняется (*Lamprothamnus zanguebaricus*) или вторичные утолщения оболочек отсутствуют (*Pouchetia africana*) (Robbrecht, Puff, 1986).

Однослойная (экзотестальная) СК: результат глубокого разрушения клеточных слоев интегумента, кроме экзотестального. Однослойная СК встречается во всех подсемействах и свойственна большинству видов (*Cinchonoideae*, *Gleasonioideae*, *Guettardoideae*, *Hillioideae*, *Ixoroideae*, *Rubioideae*, *Urophylloideae* — по: Bremecamp, 1966 и А. Л. Тахтаджяну, 1987): *Anotis lancifolia* (Ahmad, 1978), *Anthocephalus* (= *Breonia*) *chinensis*, *Richardia brasiliensis* (Inamuddin, 1970, цит. по: Ahmad, 1978), *Belonophora coriacea* (Robbrecht, Puff, 1986), *Borreria hispida*, *B. stricta*, *Oldenlandia alata*, *O. corymbosa*, *O. dichotoma*, *O. nudicaulis* (Farooq, 1952, 1953; Singh, 1964; Siddiqui, Siddiqui, 1968 a, b; Farooq, Inamuddin, 1969), *Callipeltis cucularia*, *Sherardia arvensis* (Lloyd, 1902), *Cephalanthus occidentalis* (Robbrecht, 1988a), *Cinchona ledgeriana*, *Gardenia florida*, *G. thunbergi* (Netolitzky, 1926), *Rubia tinctorum* (Harz, 1885) и др. Первыми разрушаются самые внутренние слои, контактирующие с эндоспермом; процесс деструкции начинается с эндотесты (*Borreria hispida*, *Oldenlandia corymbosa* и др.) (Farooq, 1952, 1953, и др.). Высокая степень облитерации интегумента может сочетаться со слабой дифференцировкой клеточных оболочек в экзотесте у *Galieae* (*Galium aparine*) и др. (Harz, 1885; Netolitzky, 1926, и др.). Граница между СК и эндоспермом видна благодаря разделяющей их внутренней кутикуле (Netolitzky, 1926). Однослойная СК часто встречается в группе руминированных семян (*Psychotria*, *Randia*, *Tarenna*) (Periasamy, 1962, 1965; Robbrecht, Puff, 1986, и др.).

Отсутствие СК: максимальная степень дезинтеграции интегумента в процессе созревания семени. Наибольшая степень разрушения интегумента наблюдается у так называемых «голых семян». СК в зрелом состоянии отсутствует вовсе, или у семян с тонкой пленчатой СК процессы глубокого разрушения интегумента полностью захватывают внутренние слои, при этом наружные слои СК частично могут сохраняться в виде тонкого бесструктурного слоя. Сжатым и облитерированным оказывается экзотестальный слой (*Alleizettella*, *Aulacocalyx*, *Calycosiphonia*, *Gardenia*, *Gardeniopsis*, *Heinsenia*, *Himalrandia*, *Macrosphyra* и др.). Перечисленные роды относятся в основном к подсем. *Ixoroideae* и трибам *Aulacocalyceae* и *Gardenieae*; их семена, как правило, развиваются в пульпозной ткани сочных ягодовидных плодов и костянках. У *Gardenia florida* СК представлена лишь 2 кутинизированными ламеллами (Netolitzky, 1926). У рода *Calycosiphonia* семена частично окружены ариллоидными образованиями плацентарного происхождения. У рода *Craterispermum* (*Rubioideae*: *Craterispermeae*, Bremecamp, 1966; *Antirheoideae*: *Craterispermeae*, Robbrecht, 1988a) семена развиваются в костянках. Защитную функцию СК часто выполняет наружный слой эндосперма из мелких толстостенных клеток (*Aulacocalyx jasminiflora*, *Alleizettella rubra*, *Craterispermum schweinfurthii* и др.) (Robbrecht, Puff, 1986; Robbrecht, 1988a). Процессы раннего разрушения («редукции» — Robbrecht, 1988a) СК в онтогенезе семени еще недостаточно изучены.

Следы внутренних облитерированных слоев интегумента в зрелых семенах. Внутренние слои интегумента, подверженные сильному разрушению, подстилают клеточные слои зрелой СК. Результаты этого процесса у разных видов выражены по-разному: максимальная степень разрушения интегумента наблюдается у семян с пленчатой СК. В большинстве подсемейств (*Cinchonoideae*, *Guettardoideae*, *Hillioideae*, *Ixoroideae*, *Rubioideae*, *Urophylloideae* и др.) тонкостенные внутренние слои интегумента сильно сжаты, облитерированы и образуют бесструктурный слой с периклинальной исчерченностью или темную меланиновую корку (*Belonophora coriacea*, *Cephalanthus occidentalis*, *Cinchona ledgeriana*, *C. officinalis*, *Hillia parasitica*, *Morinda citrifolia*, *Pauridiantha callicarpoides*, *P. rubra*, *Rothmannia hispida*, *Uncaria* *quianensis* и др.) (Netolitzky, 1926; Hayden, Dwyer, 1969; Robbrecht, Puff, 1986; Robbrecht, 1988a, и др.). Толщина спрессованных остатков неодинакова в разных частях семени, например, она обычно увеличена на выступах руминационных складок (*Lamprothamnus zanguebaricus*), по направлению к району рубчика (*Tarenna pavettoides*), на ребрах семени и всегда меньше на плоских его поверхностях (Robbrecht, Puff, 1986).

Наличие кутикул. В составе СК имеются наружная (K_1 и внутренняя (K_3) кутикулы. Netolitzky (1926) указывал, что в состав СК практически всех изученных многочисленных родов мареновых входит хорошо выраженная K_3. На парадермальных срезах она повторяет клеточную структуру нижерасположенного слоя эндосперма из-за незначительных выступов между клетками. У *Coffea arabica* K_3 толстая (Hanausek, 1895; Netolitzky, 1926). Кутикула, покрывающая НПС клеток экзотесты, различна по своему рельефу (см. раздел «Поверхность семени») и варьирует по толщине от очень тонкой (*Cinchona ledgeriana*, *C. officinalis*) до мощной (представители трибы *Hedyotideae*). Оценивая структуру СК, исследователи, к сожалению, не всегда придают значение кутикулам, а часто их вовсе не описывают. Особенно это относится к K_3, нередко трудно различимой и входящей в состав облитерированных, часто пигментированных танинами, сжатых внутренних слоев СК. Наружная и внутренняя кутикулы представляют собой существенную опору для однослойной и бесструктурной семенной кожуры.

Особенности строения семенной кожуры у крылатых семян. Формирование крыла происходит за счет тканей СК (*Appunia*, *Cinchona*, *Morinda* и др.). У *Appunia* и *Morinda* крыло формируется в районе рубчика; у *Cinchona* — вокруг «ядра» (тела) семени: в большей мере участвует СК микропилярного и халазального районов и в меньшей мере — других частей. Гистологически крыло состоит из 2 стыкующихся друг с другом кондупликатно сложенных экзотестальных слоев и частично сохраняющихся (*Gleasonia*, *Platycarpum*) (Rogers, 1984) внутренних слоев интегумента между ними. Как правило, КЭ, формирующие крыло, аналогичны по структуре таковым на «ядре» семени, но иногда они резко отличаются. Морфологическое разнообразие КЭ крыла рода *Cinchona* всегда соответствует видовым особенностям структуры экзотестального слоя (Tschirch, 1919, цит. по: Netolitzky, 1926). У *Cinchona ledgeriana* по краю крыловидного образования крупнопористые КЭ приобретают вытянутую папиллозную или даже трихомоподобную форму без утолщений на вершинах папилл (Netolitzky, 1926). У крыла семени *Appunia* клеточные оболочки сильно и равномерно утолщены, они отличаются от основных КЭ характерным сетчатым утолщением. У рода *Morinda* (*M. citrifolia*) основные КЭ СК и на крыльях одинаковой структуры — с утолщенными ВПС, однако в крыльях КЭ содержат танины (Hayden, Dwyer, 1969).

Строение СК у руминированных семян. В определенных местах интегумента клетки наружной эпидермы подвергаются преимущественно антиклинальным делениям. Увеличение числа и объема делящихся клеток приводит к инвагинациям (сначала во внутренние слои паренхимы интегумента и наружу от него, затем в эндосперм), которые определяют складчатость (руминацию) семени. Подобный тип формирования руминации, известный как Spigelia-тип (Dahlgren, 1922; Periasamy, 1962), характеризует некоторые таксоны *Rubiaceae*: *Borreria* (= *Spermacoce*) (Тамамшян, 1951; Farooq, 1952; Periasamy, Vaidyanathan, 1980), *Grumilea*, *Pagamea* (Schumann, 1891; Robbrecht, 1988a), *Nichallea*, *Psychotria*, *Randia*, *Rutidea*, *Tarenna*, *Tricalysia* и др. (Тамамшян, 1951; Periasamy, 1965; Periasamy, Parameswaran, 1965; Corner, 1976; Robbrecht, 1988a; De Block, 1995, и др.). Образование руминированных семян свойственно трибам *Gardeniae*, *Hypobathreae*, *Pavetteae*, *Psychotrieae* и др. (Verdcourt, 1958; Periasamy, 1965; Tirvengadum, Robbrecht, 1985; Robbrecht, Puff, 1986; Robbrecht, 1988a; Robbrecht, Bridson, Deb, 1993, и др.).

Мощное разрастание области халазы сопровождается резко выраженной руминацией преимущественно в интегументальной части, рост которой значительно ограничен и, таким образом, пахихалазия семени мареновых сопровождается руминацией

(*Randia malabarica* и *Tarenna asiatica*) (Periasamy, 1962, 1965; Periasamy, Parameswaran, 1965, и др.). У пахихалазальных семян бо́льшую часть покрова семени составляет ткань разросшейся халазы, которая не относится к СК. Причины активного разрастания халазальной части семени, в частности у *Psychotria*, не совсем ясны. В массивном халазальном районе *Psychotria congesta* и *P. dalzelii* одни клетки склерифицируются, другие остаются тонкостенными, в них нередко образуются рафиды оксалата кальция. Степень складчатости семени *Psychotria* не является константным родовым признаком и меняется у разных видов, а также может различаться в разных частях семени. Так, наиболее руминированными семенами характеризуются виды *Psychotria congesta*, *P. dalzellii*, *P. reevesii*, менее складчатыми — *P. bisulcata*, *P. macrocarpa*, *P. serpens.* Руминационные складки в основном расположены на дорсальной стороне и ориентированы вдоль оси семени: у *P. reevesii* их около 5, у *P. serpens* — 3, у *P. bisulcata* — 1—2 (Periasamy, 1965). Складчатость семени *P. congesta*, *P. dalzellii*, *P. elongata* с поверхности сходна с таковой у *Spigelia splendens* (Dahlgren, 1922; Periasamy, 1962, 1965). Руминированная СК *Psychotria macrocarpa* была описана в связи с изучением руминированного эндосперма (Gemble, 1921, цит. по: Periasamy, 1965). Складчатость экзотесты других родов (*Maschalodesme*, *Pouchetia*, *Sherbournia* и др.) формируется по всей поверхности семени или локализуется только в определенных местах, например на ребрах плоских семян у *Oxyanthus* (Robbrecht, Puff, 1986).

Руминированная СК зрелого семени, как правило, однослойная; экзотеста повторяет складки эндосперма (*Lamprothamnus*, *Nargedia*, *Pouchetia*, *Psychotria*, *Randia* и др.) (Periasamy, 1965; Tirvengadum, Robbrecht, 1985; Robbrecht, Puff, 1986, и др.). В руминационных выступах может сохраняться некоторое число одинаково дифференцированных гиподермальных слоев интегумента (яркий пример — *Lamprothamnus zanguebaricus*). Процесс образования складок часто захватывает и сжатые внутренние интегументальные слои, но иногда они не участвуют (*Octotropis travancorica*) (Robbrecht et al., 1993). Дифференциация оболочек экзотесты руминированной СК сильно варьирует. КЭ обычно тонкостенные у рода *Psychotria* (*Psychotrieae*), однако у *P. kirkii* они утолщены (Verdcourt, 1958). Виды *P. dalzellii* и *P. elongata* имеют тонкие инкрустированные оболочки и заполненные танинами полости, обычно отсутствующие у других видов *Psychotria* (Periasamy, 1962, 1965). Сильно складчатая СК *Nargedia macrocarpa* (*Hypobathreae*) с тонкостенными изодиаметрическими КЭ также богата дубильными веществами (Tirvengadum, Robbrecht, 1985). Утолщены и лигнифицированы НПС и отчасти АС экзотесты рода *Tarenna* (*T. asiatica*; *T. pavettoides* более выражено у рубчика); полости заполнены, а клеточные стенки инкрустированы танинами (Periasamy, Parameswaran, 1965; Robbrecht, Puff, 1986) (Resedaceae-тип — Netolitzky, 1926). У *Randia malabarica* утолщаются ВПС и АС, а НПС остаются тонкими и позднее могут разрушаться (Periasamy, 1965) (Ericaceae-тип утолщения — Netolitzky, 1926). У *Lamprothamnus zanguebaricus* и *Pouchetia africana* в основном утолщаются АС (у *P. africana* утолщения могут развиваться и на НПС); экзотестальный слой с танинами, внутренние слои их не имеют. Как оказалось, число складок и глубина руминации семени у разных видов мареновых сильно различаются. Руминация возникает в результате образования складок СК (*Octotropis travancorica*, *Pouchetia africana*) и распространяется глубже — в наружную часть эндосперма (*Lamprothamnus zanguebaricus*), захватывая глубокие слои эндосперма (*Nargedia macrocarpa*) (Tirvengadum, Robbrecht, 1985; Robbrecht, Puff, 1986; Robbrecht et al., 1993, и др.). Существующая типология руминации семян (Dahlgren, 1922; Periasamy, 1962) несомненно является таксономически полезной, но в действительности, по-видимому, еще не раскрывает всех особенностей этого интересного структурного явления и объективно не отражает того морфологического разнообразия семян, которое реально существует у покрытосеменных растений и в пределах обширного сем. *Rubiaceae.* Таксономическую принадлежность и природу руминации, очевидно, можно изучать на примере многочисленных представителей семейства.

Васкулярное снабжение семени. Оно представлено у многих, но не у всех таксонов и морфологически проявляется по-разному. У видов с сидячими семязачатками (*Cinchona*, *Oldenlandia* и др.) васкуляризация СК отсутствует. Часто проводящие пучки проходят только в рафе, что свойственно большинству семян, развитых из анатропных семязачатков с фуникулусом (многочисленные таксоны из разных подсемейств). В СК семян такого типа обнаружены единичные (*Cephalanthus occidentalis*) или немногие (*Guettardoideae*) (Robbrecht, 1988a) васкулярные тяжи. У другой группы родов (*Asperula*, *Coffea*, *Galium*, *Pagamaea*, *Rubia* и др.) наблюдаются немногочисленные интегументальные пучки, идущие из области халазы и рафе, они, как правило, слабо ветвятся и расположены в СК по бокам семени (Harz, 1885; Netolitzky, 1926; Corner, 1976). У пахихалазальных семян с массивным халазальным ростом проводящие пучки обильно ветвятся и вытянуты в СК по направлению к микропиле (*Psychotria*, *Randia*, *Tarenna* и др.) (Periasamy, 1965; Periasamy, Parameswaran, 1965; Corner, 1976; Johri et al., 1992, и др.). Нередко васкуляризация семени сопровождается образованием рафид оксалата кальция в паренхиме проводящих пучков (*Galieae*, *Pagamaea* и др.) (Netolitzky, 1926; Corner, 1976).

Поверхность семени. У большинства мареновых она сложена экзотестальными клетками (КЭ) и чрезвычайно разнообразна. Первичная скульптура поверхности (Barthlott, 1981, 1984 и др.) определяется формой и расположением клеток экзотесты (КЭ), которые могут изменяться в разных частях семени, степенью и особенностями вторичных утолщений на клеточных стенках. По структуре поверхности условно можно выделить следующие основные четыре группы семян.

1. Группа ячеистых семян имеет клетки КЭ с тонкими наружными периклинальными стенками (НПС) и утолщенными антиклинальными (АС) и внутренними периклинальными (ВПС) стенками. Одна ячейка соответствует 1 клетке экзотесты. Иногда НПС могут разрушаться. Западающие в клеточные полости тонкие НПС, ограниченные выступающими и жестко фиксированными АС, формируют ячеистый характер поверхности семени. Примером служат многочисленные виды из разных подсемейств: *Cinchonoideae* (*Uncaria philippinensis* — тело семени и др.), *Ixoroideae* (*Aidia micrantha*, *Euclinia longiflora*, *Oligocodon cunliffeae* и др.), *Rubioideae* (*Spermacoce verticillata* — наши данные; и др.), *Urophylloideae* (*Pauridiantha callicarpoides*, *P. rubra* и др.) (Rauh et al., 1975; Robbrecht, 1988a). Рисунок ячеистой поверхности сильно меняется у разных представителей и в разных частях семени и зависит от формы и размера КЭ, особенностей утолщений ВПС. В некоторых случаях последние существенно влияют на структуру поверхности (*Heinsia myrmoecia*) (Robbrecht, 1988a).

2. Группа бугорчатых семян обладает жесткими или сильно утолщенными НПС. Поверхность в этом случае выглядит бугорчатой. Размеры и форма бугорка соответствуют одной КЭ. НПС бывают в разной степени выпуклы или приподняты, иногда очень сильно у папиллозных и трихомоподобных клеток экзотесты (*Gleasonia*, *Henriquezia*, *Platycarpum*) (Rogers, 1984). Примеров подобной структуры поверхности семени среди представителей мареновых много, приведем еще некоторые: *Cinchonoideae* (*Uncaria philippinensis* — выросты семени), *Hillioideae* (*Hillia parasitica* — тело семени), *Rubioideae* (*Asperula cypra* — наши данные; *Hamelia* (*Hamellia*) *patens*), *Urophylloideae* (*Coffea arabica* — отдельные участки экзотесты с утолщенными волокнами) и др. Поверхность семени *Hillia parasitica* покрыта сильно выступающими наружу папиллозными экзотестальными клетками, которые становятся трихомоподобными ближе к полюсам. В равной мере разнообразный рисунок фиброзных утолщений НПС существенно влияет на рельеф семени (*Catunaregam nilotica*, *Hymenodictyon floribundum*) (Rauh et al., 1975; Robbrecht, Puff, 1986; Robbrecht, 1988a; Puff, Buchner, 1998).

Отличительной особенностью первичной поверхности семени является извилистое или зигзагообразное пространственное расположение АС (*Oldenlandia capensis*, *O. corymbosa*, *O. verticillata*, *Tamilnadia uliginosa* и др.). Этот признак, безусловно, является диагностическим и широко проявляется на уровне рода *Oldenlandia* и трибы *Hedyotideae* (Bremecamp, 1952; Robbrecht, 1988a). Клетки экзотесты у большинства мареновых с прямыми АС.

3. Группа ячеисто-бугорчатых семян характеризуется неоднородной по структуре экзотестальных клеток поверхностью. На семени *Coffea arabica* в местах с утолщенными волокнистыми элементами формируется характерный рельеф с чередованием гладких прозенхимных бугорков, расположенных одиночно или группами (в зависимости от видовой принадлежности), и вогнутых, рассеянных между ними ячеистых участков с тонкостенными клетками, у которых частично разрушаются или прогибаются НПС (Voughan, 1970; Robbrecht, Puff, 1986, и др.). Тело семени *Uncaria philippinensis* имеет ячеистую скульптуру поверхности, а его узкие выросты — бугорчатый рельеф (Rauh et al., 1975).

4. Группа семян с лакунарной поверхностью, у которых сохраняются участки сжатых облитерированных слоев СК, рассеянных на поверхности эндосперма (*Pavetteae*) (Robbrecht, 1988a) или у так называемых «голых семян» (*Aulacocalyx jasminiflora*, *Alleizettella rubra*, *Craterispermum schweinfurthii*) (Robbrecht, Puff, 1986; Robbrecht, 1988a). Семена выглядят гладкими глянцевыми и блестящими, но могут быть матовыми, если от интегумента все же сохраняется тонкая бесструктурная пленка, покрывающая отдельные участки эндоспермальной ткани (*Himalrandia densa* и др.).

Кутикулярный микрорельеф, определяемый структурой наружной кутикулы (K_1), формирует вторичную скульптуру поверхности семени (Barthlott, 1981, 1984). Часто K_1 гладкая (*Alibertia acuminata*, *Coffea arabica*, *Hamelia patens* и др.) или скульптурированная (складчатая — *Asperula cypra* (наши данные); бугорчатая — *Uncaria philippinensis*; мелкобугорчатая зернистая — *Pauridiantha callicarpoides* и др.) (Rauh et al., 1975; Robbrecht, Puff, 1986; Robbrecht, 1988a). Эпикутикулярные образования и наслоения на семенах мареновых плохо изучены.

Заключение

По строению семенной кожуры (СК) мареновые относятся к группе семейств и порядков покрытосеменных с экзотестальными семенами (надпорядок!) (Corner, 1976). Тенденция к экзотестальности в структуре семенных покровов прослеживается всегда и является постоянным признаком семени этой обширной группы покрытосеменных растений. Многослойность или отсутствие СК, определяемые частичной сохранностью или полным разрушением интегументальных слоев однопокровного семязачатка, не характерны большинству представителей *Rubiaceae*. В пределах семейства эволюция структуры СК, очевидно, шла в направлении редукции клеточных слоев интегумента (начиная с внутренних его слоев) и по пути специализации клеток экзотестального слоя (утраты вторичных утолщений оболочки). Наиболее распространенным и прогрессивным типом специализации СК является экзотестальная однослойная СК с единственным клеточным слоем экзотесты, подстилаемым бесструктурной пленкой — дериватом суэпидермального и внутренних слоев интегумента вместе с внутренней кутикулой (включая кутикулу, принадлежащую эндосперму). Выявлена следующая общая закономерность (не без исключений!). У таксонов со вскрывающимися многосеменными плодами (коробочки, коробочковидные), где диаспорой выступает семя, клетки экзотесты (КЭ) обладают хорошо развитыми вторичными утолщениями оболочек. Наоборот, у представителей с сочными невскрывающимися мало- и 1-семенными плодами (ягоды, ягодовидные, костянки, костянковидные), у которых диаспорой является плод и функцию защиты СК дополняют или выполняют покровы плода, вторичные утолщения оболочек клеток экзотесты практически не развиваются. Среди представителей последней группы имеются семена без покровов. Подробный анализ структурных корреляций СК в конкретных таксонах пока не проводился, но безусловно они связаны с экологией, типом плода, способом диссеминации и в итоге — с распространением вида.

Далеко неполные, но многочисленные сведения о строении экзотестальных клеток позволяют судить о близости внутри семейства таксонов разного уровня. Важным таксономическим признаком оказался сам факт вторичного утолщения оболочки КЭ и его особенности: пористость и локализация на определенных стенках. Часто встречающейся вариацией является расположение утолщений на внутренних периклинальных (ВПС) и антиклинальных (АС) стенках, она более характерна для спайнолепестных растений и близка к Ericaceae-типу утолщения (Netolitzky, 1926). Анализ показывает, что конкретная степень дезинтеграции интегумента и дифференциации КЭ в большей мере характеризует мелкие таксоны (включая виды, роды, секции) и в меньшей степени относится к крупным таксонам (трибам, подсемействам), которые, как правило, являются полиморфными и заключают в структуре СК целый комплекс мелких признаков. Все это, очевидно, свидетельствует о несовершенстве систематики семейства на уровне крупных таксонов и о недостаточной изученности и осмыслении структуры СК и ее КЭ, как универсальном диагностическом признаке. В отдельных таксонах, однако, удалось выявить разнообразие или единообразие в строении СК и выделить некоторые общие диагностические признаки. Сделаем попытку оценить структуру СК и родство в основных подсемействах в объеме систем Bremecamp (1966) и Тахтаджяна (1987) и сравнить их с новейшей системой семейства Robbrecht (1988а).

Подсемейство *Cinchonoideae* в целом можно считать однородным по структуре СК — всегда тонкой и 1-слойной. Вторичные утолщения ВПС образуют крупносетчатый рисунок с крупными (обычно округлыми) порами — неутолщенными участками первичной оболочки. Утолщения на АС, как правило, существенны и редко пористые. Крупносетчатый рисунок утолщений характеризует СК подсемейств *Gleasonioideae* и *Hillioideae*, которые, вероятно, близки между собой и с подсем. *Cinchonoideae*. Сходны по структуре экзотестальных клеток, по-видимому, близкие к *Cinchonoideae* роды *Henriquezia* и *Platycarpum*. Особенности утолщений все же варьируют и, как признаки, очевидно, действуют на уровне более мелких таксонов: одни таксоны (роды *Cinchona*, *Rondeletia*, *Uncaria*) являются достаточно гомогенными, другие оказываются более разнообразными (трибы *Rondeletieae*, *Sipaneeae*).

Подсемейство *Urophylloideae* отличается от *Cinchonoideae* обилием пор на ВПС, но, как правило, очень мелких (точечных) и многочисленных, с длинными узкими каналами, пронизывающими сильно (и, реже, слабо) утолщенные вторичные оболочки. Утолщенные АС, как и у *Cinchonoideae*, редко обладают пористостью. Плотность и размеры поровых каналов незначительно меняются в пределах трибы (*Pauridiantheae*, *Urophylleae*) или остаются постоянными (? *Ophiorrhizeae*). Отдельные виды трибы *Simireae* по сравнению с другими представителями подсемейства имеют меньшую толщину вторичной оболочки и, как *Ophiorrhizeae*, характеризуются отсутствием пористости на АС. Эти 2 трибы объединяет также значительно бóльшая, чем обычно у *Urophylloideae*, густота точечных пор на ВПС.

Подсемейство *Pomazotoideae*. Здесь в качестве надежного диагностического признака СК выступает тонкостенность КЭ, вероятно, связанная с весьма слабым или, за редким исключением, несколько более видимым вторичным утолщением оболочек (*Lerchea*, *Oldenlandia*, *Pomazota*). Характер пористости или ее отсутствие, расположение АС в пространстве (прямые или извилистые), дополнительные структуры в виде бугорков на ВПС — весьма вариабельные признаки и проявляются на родовом уровне (например, у рода *Oldenlandia*).

Подсемейство *Gleasonioideae* с единственным родом *Gleasonia* характеризуется крупносетчатым рисунком вторичных утолщений КЭ тонкой СК, и это объединяет его с родами *Henriquezia*, *Platycarpum* и с подсем. *Cinchonoideae*; отмечается также сходство с родом *Hillia* (*Hillioideae*).

Подсемейство *Guettardoideae* обладает тонкой СК с тонкостенными КЭ, но все же слабыми и редкими изящными утолщениями на ВПС. Доля неутолщенной первичной оболочки, как правило, очень велика (*Cephalanthus*). АС часто бывают незначительно утолщены без пор, а НПС остаются тонкими. По этому признаку триба

Cephalantheae сближается с подсем. *Cinchonoideae.* Как представляется, статус близких таксонов (*Alberta*, *Cephalanthus*, *Guettarda* и др.) группы «*Guettardoideae*» еще окончательно не определен (?). Отдельные конкретные признаки КЭ данной группы можно видеть у представителей подсемейств *Ixoroideae* и *Rubioideae*. То же самое, вероятно, можно сказать и о близости к ним подсем. *Pomazotoideae* (?).

Подсемейство *Ixoroideae*, пожалуй, является наиболее полиморфным, по структуре СК, и не только по строению экзотестального слоя (реже — тонкостенного паренхиматозного (*Pavetteae* и др.), чаще — с утолщенными клетками, у которых рисунок фиброзных утолщений обнаруживает большие вариации, связанные с различной локализацией на клеточных стенках (*Gardenieae* и др.)). В разных трибах (*Gardenieae*, *Hypobathreae*, *Ixoreae*) встречается руминированная СК. Строение КЭ у руминированных семян соответствует видовым особенностям СК. Существуют таксоны с мелкой густой (*Acranthera*) или достаточно крупной (*Chiococceae* и др.) поровостью. Внутри подсемейства встречаются таксоны с сильно облитерированной до бесструктурной пленки СК (*Himalrandia*) или без СК (*Aulacocalyx*, *Alleizettella* и др.).

Подсемейство *Rubioideae*, по-видимому, не менее гетероморфно. Распространена экзотеста с утолщенными клеточными оболочками (*Coccocypseleae*, *Morindeae*, *Schradereae* и др.). Слабое утолщение КЭ встречается в многочисленных трибах (*Cruckshanskieae*, *Hamelieae*, *Hedyotideae*, *Rubieae*, *Spermacoceae* и др.). Варьирующим признаком КЭ на уровне трибы является размер пор от мелкоточечных (*Cruckshanksieae*, *Hamelieae*, *Schradereae* и др.) до сравнительно крупных (*Knoxieae*, *Morindeae* и др.). СК трибы *Craterispermeae* сильно разрушена и не имеет клеточного экзотестального слоя. Складчатая СК характеризует трибу *Psychotrieae*.

Подсемейство *Hillioideae*, по-видимому, не имеет однозначного таксономического статуса. СК однослойная, с крупными трихомоподобными КЭ и крупносетчатыми утолщениями оболочек. Структура экзотесты рода *Hillia* напоминает род *Gleasonia* (Bremecamp, 1966; Rogers, 1984; Robbrecht, 1988a; Puff, Buchner, 1998). Сначала род *Hillia* выделяли в самостоятельное подсем. *Hillioideae* с единственной трибой *Hillieae* (Bremecamp, 1966; Тахтаджян, 1987), затем трибу *Hillieae* считали относящейся к подсем. *Cinchonoideae*, рядом с трибами *Cinchoneae*, *Gleasonieae* (= *Henriquezieae*) и *Naucleeae* (Robbrecht, 1988a; Takhtajan, 1997). Учитывая близость к трибам *Cinchoneae* и *Naucleeae*, проводится гомология пучка (султана) волосков на халазальном полюсе семени *Hillia* с одним из биполярных крыльев семени *Cinchoneae* или *Naucleeae* (Robbrecht, 1988a). Последнее утверждение опровергается исследованием семени в развитии (Puff, Buchner, 1998).

Итак, в системе родства *Rubiaceae*, включающей 8 подсемейств (Bremecamp, 1966; Тахтаджян, 1987), группа из 3 подсемейств (*Cinchonoideae*, *Gleasonioideae* и *Hillioideae*) является достаточно гомогенной по строению СК и, в частности, структуре КЭ. С другой стороны, весьма крупные по объему подсемейства *Ixoroideae* и *Rubioideae* гетероморфны. Таксоны *Guettardoideae* и *Pomazotoideae* стоят ближе к полиморфным группам. Подсем. *Urophylloideae* может быть ассоциировано как с группой гомогенных, так и с группой полиморфных подсемейств в зависимости от точки зрения на диагностическую значимость такого признака, как толщина поровых каналов.

Новая версия системы *Rubiaceae*, предложенная E. Robbrecht (1988a), синтезирует последние достижения таксономии семейства, дополняет его многими оригинальными данными и включает только 4 крупных по объему подсемейства — *Antirheoideae*, *Cinchonoideae*, *Ixoroideae*, *Rubioideae*. Они отличаются по составу таксонов от одноименных подсемейств более ранней классической системы семейства (Bremecamp, 1966) и в целом в большей или меньшей степени оказываются полиморфными (!) по строению СК. Наиболее однородным из них, пожалуй, является подсемейство *Cinchonoideae*, куда автор справедливо включает подсемейства *Hillioideae* и *Gleasonioideae* в ранге трибы *Hillieae* и рода *Gleasonia.* Однако относительная однородность структуры экзотестальных клеток *Cinchonoideae* (в новом варианте системы) теперь нарушается из-за триб *Pauridiantheae* и *Urophylleae* (чаще с мелкой густой поровостью оболочек экзотесты), ранее (Bremecamp, 1966; Тахтаджян, 1987) относившихся к подсемейству *Urophylloideae.* Это, безусловно, вносит гетерогенность в структуру СК современного подсем. *Cinchonoideae.* Одноименные подсемейства *Ixoroideae* и *Rubioideae* в новом объеме таксонов (Robbrecht, 1988a) по структуре СК по-прежнему остаются достаточно полиморфными. То же самое, возможно, в меньшей степени характеризует заново выделенное подсем. *Antirheoideae*, куда в качестве трибы *Guettardeae* включено прежнее подсем. *Guettardoideae* (по: Bremecamp, 1966). В обновленное подсем. *Rubioideae* «попало» подсем. *Pomazotoideae* (по: Bremecamp, 1966) с родами *Lechrea*, *Oldenlandia*, *Pomazota* (= *Coptophyllum*), *Xanthophytum* и др., что также усиливает разнообразие СК. В большей мере, чем у других подсемейств системы Bremecamp (1966) и Тахтаджяна (1987), осуществлена перегруппировка таксонов подсем. *Ixoroideae.* Таким образом, в крупных таксономических подразделениях (в ранге подсемейств) последней системы *Rubiaceae* (Robbrecht, 1988a) сохранились разнообразие клеток экзотесты и неоднородность структуры семенной кожуры.

Использование признаков СК для целей усовершенствования таксономии сем. *Rubiaceae* и построения его естественной системы, безусловно, имеет перспективу. Однако состояние вопроса все еще требует внимания к экспериментальным исследованиям на большом числе (еще неизученных) видов и более крупных таксонов с неопределенным положением в системе и критического анализа всех данных с учетом терминологии и последних достижений систематики и таксономии сем. *Rubiaceae.* Очевидно, что представленные выше рассуждения о структуре СК и в связи с этим о родстве отдельных таксонов во многом имеют предположительный и дискуссионный характер. Попытка проанализировать признаки СК является очередным обобщающим этапом в изучении анатомии покровов семени сложной, недостаточно изученной и еще не устоявшейся в систематическом отношении обширной группы родства *Rubiaceae.*

Работа осуществлена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 96-04-50813 и 99-04-49690).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Данилова М. Ф. Семя. Семенная кожура // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т. Б. Батыгина. СПб., 1997. Т. 2. Ч. 4. С. 649—655.

Данилова М. Ф., Кирпичников М. И. Словарь терминов // Сравнительная анатомия семян. Л., 1985. Т. 1. С. 8—31.

Данилова М. Ф., Немирович-Данченко Е. Н., Комар Г. А., Лодкина М. М. Некоторые направления структурной эволюции семян однодольных // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 6. С. 755—773.

Сравнительная анатомия семян. Л., 1985. Т. 1. 317 с.; 1988. Т. 2. 257 с.; 1991. Т. 3. 240 с.; 1992. Т. 4. 432 с.; СПб., 1996. Т. 5. 512 с.

Тамамшян С. Г. Руминация эндосперма у покрытосеменных // Бот. журн. 1951. Т. 36. № 5. С. 497—514.

Тахтаджян А. Л. Систематика магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Федотова Т. А., Арджанова Р. Р. Морфология семени *Gypsophila* (*Caryophyllaceae*) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 5. С. 1—16.

Федотова Т. А. Морфология плода и семени видов *Carlemannia* (*Carlemanniaceae*) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 5. С. 26—35.

Федотова Т. А. Строение семенной кожуры в семействе *Rubiaceae* s. l. Обзор // Тр. междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 1997. С. 135—137.

Ahmad B. Embryogeny and seed of *Anotis lancifolia* // J. Indian Bot. Soc. 1978. Vol. 57. N 1. P. 60—62.

Ali S. J., Robbrecht E. Remarks on the Tropical Asian and Australian taxa included in *Diplospora* or *Tricalysia* (*Rubiaceae—Ixoroideae—Gardenieae*) // Blumea. 1991. Vol. 35. N 2. P. 279—305.

Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects // Nord. J. Bot. 1981. Vol. 1. N 3. P. 345—355.

Barthlott W. Microstructural features of seed surfaces // Syst. Assoc. 1984. Spec. Vol. 25. P. 95—105.

Bouman F., Schier S. Ovule ontogeny and seed coat development in *Gentiana* with a discussion on the evolutionary origin of the single integument // Acta Bot. Neerl. 1979. Vol. 28. N 6. P. 467—478.

Bremecamp C. E. B. The African species of *Oldenlandia* L. sensu Hiern et K. Schumann // Verh. Kon. Ned. Akad. Wet. Afd. Nat. 1952. Ser. 2. N 2. P. 1—297.

Bremecamp C. E. B. Remarks on the position, the delimitation and the subdivision of the *Rubiaceae* // Acta Bot. Neerl. 1966. Vol. 15. N 1. P. 1—33.

Corner E. J. H. The seeds of dicotyledons. Cambridge, 1976. Vol. 1. 311 p.; Vol. 2. 559 p.

Dahlgren K. V. O. Die Embryologie der Loganiazeen Gattung *Spigelia* // Sv. Bot. Tidskr. 1922. Bd 16. H. 1. S. 77—87.

Danilova M. F., Nemirovich-Danchenko E. N., Komar G. F., Lodkina M. M. The seed structure of monocotyledons // Monocotyledons: systematics and evolution / Ed. by P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler, C. J. Humphries. Kew, 1995. P. 461—472.

De Block P. Ovary, seed and fruit of *Rutidea* (*Rubiaceae*, *Pavetteae*) // Pl. Syst. Evol. 1995. Vol. 196. N 1-2. P. 1—17.

Fagerlind F. Embryologische, zytologische und bestaubungsexperimentelle Studien in der Familie *Rubiaceae* nebst Bemerkungen über einige Polyploiditatsprobleme // Acta Horti Bergiani. 1937. Bd 11. N 9. S. 195—470.

Farooq M. The embryology of *Borreria hispida* K. Schum. (= *Spermacoce hispida* Linn.) (*Rubiaceae*), reinvestigation // Curr. Sci. 1952. Vol. 21. N 9. S. 252—253.

Farooq M. Endosperm and seed structure of *Oldenlandia corymbosa* // Curr. Sci. 1953. Vol. 22. N 9. P. 280—282.

Farooq M. The embryology of *Galium asperifolium* Wall. // J. Ind. Bot. Soc. 1960. Vol. 39. N 2. P. 171—175.

Farooq M., Inamuddin M. The embryology of *Oldenlandia nudicaulis* Roth. // J. Ind. Bot. Soc. 1969. Vol. 48. N 1-2. P. 166—173.

Fröhner A. Die Gattung *Coffea* und ihre Arten // Bot. Jahrb. Syst. 1898. Bd 25. S. 233—295.

Ganapathy P. M. Floral morphology and embryology of *Hydrophylax maritima* L. f. // J. Madras Univ. 1956. Vol. 26. Sect. B. P. 263—275.

Hanausek T. F. Uber Symmetrische und polyembryonische Samen von *Coffea arabica* L. // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1895. Bd 13. S. 73—78.

Harz G. O. Familie *Coffeaceae* // Landwirtschaftliche Samenkunde. Berlin, 1885. Bd 2. S. 1025—1030.

Hayden M. V., Dwyer J. D. Use of seed morphology in the systematics of the *Rubiaceae* // Am. J. Bot. 1968. Vol. 55. N 6. Pt 2. P. 736. Abstr.

Hayden M. V., Dwyer J. D. Seed morphology in the tribe *Morindeae* (*Rubiaceae*) // Bull. Torr. Bot. Club. 1969. Vol. 96. N 6. P. 704—710.

Igersheim A., Robbrecht E. The character states and relationships of the *Prismatomerideae* (*Rubiaceae—Rubioideae*). Comparisons with *Morinda* and comments on the circumscription of the *Morindeae* s. str. // Opera Bot. Belg. 1993. Vol. 6. P. 61—79.

Johri B. M., Ambegaokar K. B., Srivastava P. S. Comparative embryology of Angiosperms. Vol. 1. Berlin; Heidelberg etc., 1992. 614 p.

Lloyd F. E. The comparative embryology of the *Rubiaceae* // Mem. Torry Bot. Club. 1902. Vol. 8. Pt 2. P. 1—112.

Mabberley D. J. The plant-book: a portable dictionary of the higher plants. Cambrige, 1987. 706 p.

Netolitzky F. Anatomie der Angiospermen-Samen. Handbuch Pflanzenanat. Bd 10. Berlin, 1926. 360 S.

Periasamy K. The ruminate endosperm: development and types of rumination // Plant embryology. New Dehli, 1962. P. 62—74.

Periasamy K. Studies on seeds with ruminate endosperm. V. Seed development and rumination in two genera of the *Rubiaceae* // Proc. Indian. Acad. Sci. 1965. Sect B. Vol. 60. N 5. P. 351—360.

Periasamy K., Parameswaran N. A contribution to the floral morphology and embryology of *Tarenna asiatica* // Beitr. Biol. Pflanzen. 1965. Bd 41. N 1. S. 123—138.

Periasamy K., Vaidyanathan R. Development of rumination in *Borreria hispida* K. Sch. // Symp. «Histochemistry, developmental and structural anatomy of Angiosperms» / Ed. by K. Periasamy. Madras, 1980. P. 140—144.

Puff C., *Buchner R.* Development and structure of the comose seeds of *Hillia* (*Rubiaceae*) // Pl. Syst. Evol. 1998. Vol. 210. N 3-4. P. 147—157.

Raghavan T. S., *Rangaswamy K.* studies in the *Rubiaceae.* 1. Development of female gametophyte and embryo formation in *Dentella repens* Forst. and *Oldenlandia alata* Koch etc. // J. Ind. Bot. Soc. 1941. Vol. 20. N 5. P. 341—356.

Rauh W., *Barthlott W.*, *Ehler N.* Morphologie und Funktion der Testa staubformiger Flugsamen // Bot. Jahrb. Syst. 1975. Bd 96. N 2-4. S. 353—374.

Robbrecht E. The Delimitation and Taxonomic Position of the Tropical African Genera *Leptactina* and *Dictyandra* (*Rubiaceae*) // Pl. Syst. Evol. 1984. Vol. 145. N 1-2. P. 105—118.

Robbrecht E. The identity of *Diplospora africana* (*Rubiaceae*) // S. Afr. J. Bot. 1985. Vol. 51. N 5. P. 331—334.

Robbrecht E. Studies in tropical African *Rubiaceae* (7—12). 10. Morphological observations on the fruits and seeds of *Didymosalpinx* (*Gardenieae*) // Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. / Bull. Nat. Plantentuin Belg. 1986. Vol. 56. N 1-2. P. 145—162.

Robbrecht E. The African genus *Tricalysia* A. Rich. (*Rubiaceae*). 4. A revision of the species of sectio *Tricalysia* and sectio *Rosea* // Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. / Bull. Nat. Plantentuin Belg. 1987. Vol. 57. N 1-2. P. 39—207.

Robbrecht E. Tropical woody *Rubiaceae.* Characteristic features and progressions. Contributions to a new subfamilial classification // Opera Bot. Belg. (Edided Nat. Bot. Gard. of Belgium. Meise). 1988a. Vol. 1. 271 p.

Robbrecht E. Studies in tropical African *Rubiaceae.* 13. *Petitiocodon*, a new genus to accommodate *Didymosalpinx parviflora* (*Gardenieae—Diplosporinae*) // Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. / Bull. Nat. Plantentuin Belg. 1988b. Vol. 58. N 1-2. P. 109—120.

Robbrecht E. Advances *Rubiaceae* macrosystematics. Introduction // Opera Bot. Belg. 1993a. Vol. 6. P. 7—18.

Robbrecht E. Advances *Rubiaceae* macrosystematics. On the delimitation of the *Rubiaceae.* A review // Opera Bot. Belg. 1993b. Vol. 6. P. 19—30.

Robbrecht E., *Bridson D. M.*, *Deb D. B.* Advances *Rubiaceae* macrosystematics. The South Indian genus *Octotropis* (*Rubiaceae*). An investigation of its characters and reinstatement of the tribal name *Octotropideae* // Opera Bot. Belg. 1993. Vol. 6. P. 81—91.

Robbrecht E., *Puff C.* A survey of the *Gardenieae* and related tribes (*Rubiaceae*) // Bot. Jahrb. Syst. 1986. Bd 108. H. 1. S. 63—137.

Robbrecht E., *Rohrhofer U.*, *Puff C.* Advances *Rubiaceae* macrosystematics. A survey of *Bertiera* (*Rubiaceae*), including a discussion of its taxonomic position // Opera Bot. Belg. 1993. Vol. 6. P. 101—141.

Rogers G. K. Gleasonia, *Henriquezia*, and *Platycarpum* (*Rubiaceae*) // Flora Neotropica. 1984. Monograph N 39. 135 p.

Schumann K. Rubiaceae // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1. Aufl. Leipzig, 1891. T. 4. Abt. 4. S. 1—156.

Shivaramiah G., *Sancara Rao K.* Studies in *Rubiaceae.* III. Structure and development of ovule and seed of *Oldenlandia gracilis* DC. // Curr. Sci. (India). 1977. Vol. 46. N 19. P. 662—664.

Siddiqui S. A., *Siddiqui S. B.* Studies in the *Rubiaceae.* 1. A. contribution to the embryology of *Oldenlandia dichotoma* Hook f. // Beitr. Biol. Pfl. 1968a. Bd 44. N 3. S. 343—351.

Siddiqui S. A., *Siddiqui S. B.* Studies in the *Rubiaceae.* II. A. contribution to the embryology of *Borreria stricta* Linn. // Beitr. Biol. Pfl. 1968b. Bd 44. N 3. S. 353—360.

Singh B. Development and structure of angiosperm seed-1. Review of the Indian work // Bull. Nat. Bot. Gard. (Lucknow). 1964. N 89. P. 66.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

Tirvengadum D. D., *Robbrecht E.* Remarks on three *Hypobathreae* (*Rubiaceae*) from Rodrigues, Seychelles and Sri Lanka // Nordic. J. Bot. 1985. Vol. 5. N 5. P. 455—461.

Venkateswarlu J., *Rao G. R.* A contribution to the life-history of *Rubia cordifolia* Linn. // J. Ind. Bot. Soc. 1958. Vol. 37. N 4. P. 442—454.

Verdcourt B. Remarks on the classification of the *Rubiaceae* // Bull. Jard. Bot. Etat Brux. 1958. Vol. 28. Fasc. 3. P. 209—290.

Voughan J. G. The structure and utililization of oil seeds. London, 1970. 279 p.

Wunderlich R. Die systematische Stellung von *Theligonum* // Osterr. Bot. Zeitschr. 1971. Bd 119. H. 4-5. S. 329—394.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 25 XII 1998

SUMMARY

The results of the analysis mainly of the seed coat structure in the *Rubiaceae*, one of the largest families of flowering plants are described. The seed coat during its development has a tendency for preservation and specialization of the exotestal layer. The specific diversity of the exotestal cell morphology and its main features such as the possibility of the formation of different secondary wall thickenings and their localization on certain walls have been shown. In terms of the exotestality, anatomical diversity of the seed coat includes two structural aspects: variability in cell differentiation of the exotesta and the degree of the obliteration of the internal layers of the integyment in the unitegmal ovules. The basic variants of the structural organization of seed coat (one-layered exotestal, multi-layered exomesotestal and structuraless membranous) have been identified. All structural variations of the seed coat and exotestal cells have been confirmed by numerous examples with the indication of their taxonomic status. It has been found that the structural specialization of the seed coat is connected with the morphological type of the fruit in which the seed develops. Depending on the localization and character of secondary thickening of cell wall in the exotesta and the degree of the obliteration of other layers of the seed coat, the main type of seed surface structure (meshy, torulose, meshy-torulose and lacunar) have been identified. The examples of the seed coat loss resulting from complete disintegration of the integument have been shown. Patterns of seed coat structure of wingy, ruminatae and pachyhalasal seeds, the peculiarities of the testa vascularisation have been described. The information taken from numerous papers and monographs and author's personal observation have been summarized in accordance with the modern family systems (Bremecamp, 1966; Тахтаджян, 1987; Robbrecht, 1988a; Takhtajan, 1997). The diversity of exotestal cells and seed coat in general within large taxonomical subdivisions of the family — subfamilies — has been described in relation to comparison of C. B. E. Bremecamp's (1966) system with the latest version of E. Robbrecht classification (1988a). The terminology has been defined. According to the complex of the seed coat features few subfamilies are homogenous, while the majority of them appear heterogeneous.

УДК 582.33(470.21)

© О. А. Белкина, А. Ю. Лихачев

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫХ МХОВ КАНДАЛАКШСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (БЕЛОЕ МОРЕ)

O. A. BELKINA, A. Yu. LIKHACHEV. SOME PECULIARITIES OF THE MOSS FLORA OF KANDALAKSHA STATE RESERVE (WHITE SEA)

Аннотированный список листостебельных мхов заповедных островов и побережья Кандалакшского залива Белого моря содержит 267 видов, относящихся к 108 родам и 39 семействам; 108 видов найдены здесь впервые. В результате таксономического анализа и сравнения с флорами мхов других районов Мурманской обл. выявлены некоторые особенности изученной флоры. Рассмотрены редкие виды и мхи антропогенных местообитаний.

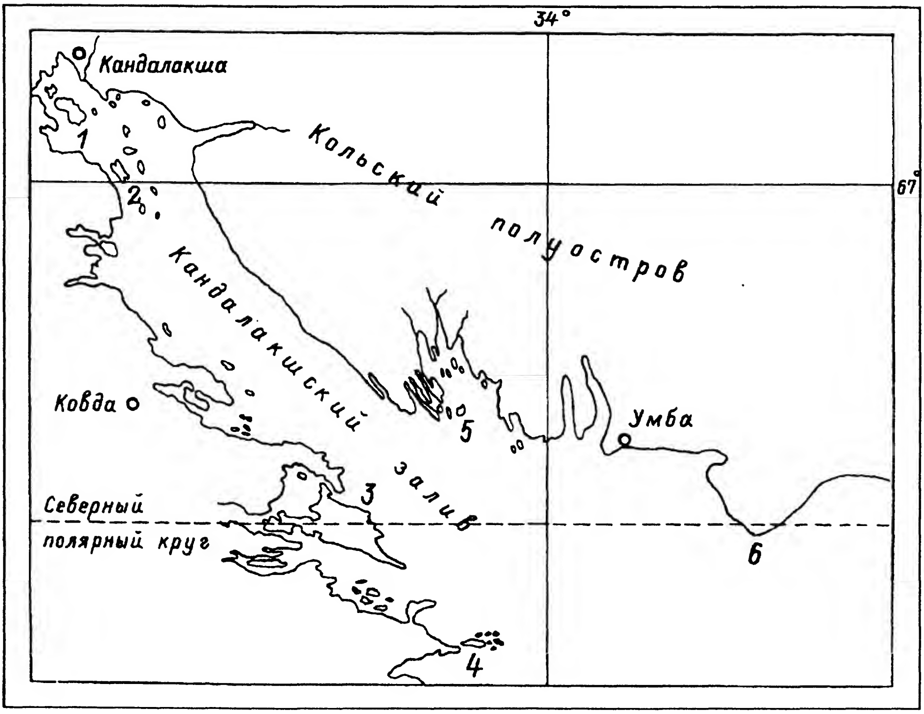
Ключевые слова: листостебельные мхи, бриофлора, Кандалакшский заповедник.

Кандалакшский государственный заповедник включает в себя территории некоторых островов и части материковых побережий в Баренцевом и Белом морях. В Белом море границы его простираются от вершины Кандалакшского залива до Турьего п-ова (Кандалакшский берег) и Кемь-лудского архипелага, расположенного близ Карельского берега. Созданный в первую очередь для охраны и изучения орнитофауны Кандалакшский заповедник является вместе с тем территорией, на которой охраняются природные комплексы в целом. Важнейшим компонентом последних являются высшие растения. Флора сосудистых растений заповедника к настоящему времени изучена достаточно хорошо; обширная библиография на эту тему приведена в работах И. П. Бреслиной (1987) и Е. Г. Воробьевой (1996). Мохообразным уделялось значительно меньше внимания.

Беломорская часть Кандалакшского государственного заповедника (КГЗ) расположена к северу и к югу от Полярного круга (см. рисунок). Помимо широтного положения на климат изученной территории оказывает влияние Белое море, которое, в частности, сглаживает годовые температурные амплитуды (Яковлев, 1961). Суровость климата возрастает с запада на восток, а также по мере удаления островов от материка. Побережье вершины Кандалакшского залива является одним из наиболее теплых районов Мурманской обл., среднегодовая температура в Кандалакше +0.2 °C, Умбе и Ковде — +0.4° (Справочник..., 1965).

Геологическое строение островов и побережья Кандалакшского залива обусловлено нахождением указанной территории в пределах Балтийского кристаллического щита. Коренные породы представлены гранитами, гнейсами, метаморфическими сланцами (Рихтер, 1946). В толще вмещающих пород нередки мелкие щелочные интрузии в виде даек, содержащие, в частности, жильные известняки, как, например, на п-ове Турий (Елисеев, 1958). Сверху коренные породы покрыты маломощным слоем моренных отложений, а местами выходят на дневную поверхность в виде пологих или обрывающихся вниз отвесными стенками скал. Скальные обнажения занимают значительные площади и играют важную роль в формировании бриофлоры.

Рельеф островов и побережья холмистый, абсолютные высоты не превышают 120 м над ур. м. Склоны возвышенностей могут быть пологими, крутыми или спускаться скальными ярусами. Гидрографическая сеть на островах развита слабо. Небольшие ручейки текут лишь на больших по площади островах, часть из них к



Карта-схема района работ.

1 — о-в Олений, *2* — о-в Ряжков, *3* — о-в Великий, *4* — Кемь-лудские о-ва, *5* — залив Порья губа, *6* — п-ов Турий.

середине лета пересыхает. Речки и крупные ручьи встречаются на побережье (Порья губа, п-ов Турий) и о-ве Великом. Разного размера озера, часто с заболоченными берегами, встречаются на всех крупных и средних островах.

Зональным типом растительности является северная тайга. Большие острова и побережье покрыты сосновыми, еловыми, березовыми лесами. Иногда в состав древостоя входят осины, что оказывает влияние на видовое разнообразие листостебельных мхов. Более мелкие острова безлесны, покрыты в основном вороничниками. Болота имеются на всех крупных и некоторых мелких островах и побережье. Часто встречаются небольшие евтрофные болотца на пологих участках склонов или между ступенями скальных обнажений. По морскому побережью распространены так называемые приморские луга — «травянистая растительность, испытывающая постоянное воздействие ряда факторов, обусловленных влиянием моря и в первую очередь морской воды» (Бреслина, 1980). Приморские луга низкого уровня заливаются водой ежедневно, среднего — лишь в наиболее сильные приливы, луга высокого уровня обычно только забрызгиваются водой при штормах, а подтопляются лишь при исключительных условиях. Мхи предпочитают не поселяться ниже верхней зоны приморских лугов. Выходы горных пород обусловили присутствие скальных растительных группировок.

Первые сведения о листостебельных мхах изученной территории содержатся в работе V. Brotherus (1923), в которой со ссылкой на сборы Г. Селина (G. Selin) приведены 10 видов мхов из Порьей губы. Н. Е. Богдановой (1969, 1981) были опубликованы списки мохообразных о-ва Великий (104 вида листостебельных мхов) и Кемь-лудского архипелага (46 видов), составленные ею на основании собственных сборов. В разные годы на п-ове Турий работал Р. Н. Шляков; наиболее интересные находки были внесены в «Конспект флоры мохообразных Мурманской области» (Шляков, Константинова, 1982), а более поздние сборы не нашли отражения в печати.

В гербарии Полярно-альпийского ботанического сада-института Кольского научного центра РАН (ПАБСИ) хранятся также гербарные образцы, собранные и определенные Е. Н. Андреевой в 1984 г. В написанных в разные годы отчетах и публикациях, посвященных растительности заповедника, упоминаются лишь некоторые широко распространенные доминантные виды.

В 1988—1994 гг. бриологами ПАБСИ проводились сборы мохообразных на заповедных островах и побережье Кандалакшского залива (см. рисунок). Н. А. Константинова (1997, 1998) исследовала флору печеночников, авторы настоящей статьи — листостебельных мхов. Были обследованы: острова Олений и Ряжков (1988 г., собрано 335 и 342 образцов листостебельных мхов соответственно); Кемьлудский архипелаг — острова Большой Кемь-лудский, Большой Асафьев, Избяной, Перейма (1989 г., 360 образцов); залив Порья губа — острова Большой Ягодный, Большой Седловатый, Большой Перуний, Медвежий, Озерчанка, Паленый, Хедостров, Горелый, а также материковое побережье в низовьях речки Плотичья, ручьев Порий, Костариха, Шушпаниха, в окрестностях возвышенности Порья и губы Белозерская (1991 г., 483 образца); о-в Великий (1992 г., 178 образцов); п-ов Турий — в низовьях Хям-ручья и ручья Маковский (1994 г., 34 образца). Всего собрано и определено более 1750 образцов, содержащих 1—3 и более видов каждый. Часть результатов опубликована (Константинова и др., 1993; Лихачев, 1996; Белкина, Лихачев, 1997а, б).

Целью настоящей работы была инвентаризация флоры листостебельных мхов беломорской части Кандалакшского заповедника и выявление ее особенностей. В задачи исследования входили составление полного списка видов мхов, таксономический и экологический анализы бриофлоры, сравнение полученных результатов с данными для других моховых флор как отдельных районов Мурманской обл., так и соседней территории — Карелии.

Результаты

Список листостебельных мхов КГЗ приведен в табл. 1. Названия видов даны в соответствии с работой М. С. Игнатова и О. М. Афониной (1992). В понимании объемов семейств мы придерживаемся взглядов Р. Н. Шлякова (Шляков, Константинова, 1982).

Обсуждение

Таксономический анализ и сравнение с другими бриофлорами. Во флоре листостебельных мхов КГЗ отмечено 267 видов листостебельных мхов, что составляет около 60 % всей мурманской флоры мхов. Для относительно небольшой территории суши, которую в совокупности дают острова и побережье, и незначительных абсолютных высот такая флора может считаться богатой. По числу видов она превышает флору такого крупного поднятия Мурманской обл., как Ловозерские горы, и немного уступает флористически богатым Хибинским горам (табл. 2).

Такое разнообразие можно объяснить несколькими причинами. Во-первых, сказывается более южное положение КГЗ и океаничность климата. Здесь распространены виды, не встречающиеся или имеющие единичные местонахождения в северных районах области. Во-вторых, большое значение имеет широкое распространение кальцийсодержащих пород. 18 % флоры мхов составляют кальцефилы (48 видов). В-третьих, изученная территория очень неоднородна, и разнообразие местообитаний позволяет произрастать здесь видам с различными экологическими требованиями. В частности, помимо обычного набора видов лесных и болотных сообществ флору заповедника обогащают поселяющиеся на многочисленных погадках морских птиц сплахновые мхи; группы видов сухих скал южной экспозиции и маленьких по

ТАБЛИЦА 1

Список листостебельных мхов Кандалакшского заповедника
(Белое море)

Вид	Местонахождение	Местообитание	Субстрат	Частота встречаемости
Abietinella abietina (Hedw.) Fleisch.	О, В, П, К	с, ж	по	2
Amblystegium serpens (Hedw.) B. S. G.	О, В, Р, П, К, Т	л, п, с	д, ст, по, ка	2
Amphidium lapponicum (Hedw.) Schimp.	О, Р, П	с	ме, ка	2
A. mougeotii (B. S. G.) Schimp.	Р, П	с	ме, ка	1
Andreaea rupestris Hedw.	О, В, Р, П, К, Т	с, л	ме, ка	3
Anoectangium aestivum (Hedw.) Mitt.+	Т	с	ме	1
Arctoa fulvella (Dicks.) B. S. G.	О, П	л, н	по	1
Atrichum tenellum (Rohl.) B. S. G.	О, В*	л, н	по	1
A. undulatum (Hedw.) P. Beauv.	В*	л	по	1
Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr.	О, В, Р, П, К, Т	б, л, р, с, к	по, д, э	4
A. turgidum (Wahlenb.) Schwaegr.	О, Р, К	с, ж, н, п	по	2
Barbula unguiculata Hedw.+	К	с	ме	1
Bartramia ithyphylla Brid.	О, Р, П	с	ме	1
B. pomiformis Hedw.	Р, П	с	по, ме	1
Blindia acuta (Hedw.) B. S. G.	П	р	ме	1
Brachythecium albicans (Hedw.) B. S. G.	О, Р, П, К	п, л, в	по, д, ст	2
B. campestre (C. Muell.) B. S. G.	П, К	л, с	по	1
B. latifolium Kindb.	О, Р, П	л, р, к	по, оп	2
B. mildeanum (Schimp.) Schimp. ex Milde	О, В, П, К	л, б, р, н, с	по, д	2
B. oedipodium (Mitt.) Jaeg.	П, К	в, л	по, оп	1
B. plumosum (Hedw.) B. S. G.	В*	с		1
B. populeum (Hedw.) B. S. G.	В, Р, П, К	л, с, н	по, оп, ме	2
B. reflexum (Starke in Web. et Mohr) B. S. G.	О, В, Р, П, К, Т	л, с, к	по, ме, оп, д, ст, ка	3
B. salebrosum (Web. et Mohr) B. S. G.	О, В, П, К	л, ж, р	по, оп, д, ст	3
B. starkei (Brid.) B. S. G.	Р, К	л, с, б	по, д, оп	2
B. turgidum (Hartm.) Kindb.	О, К	с	ме, ка	1
B. udum (Hag.) Hag.	О	м	по, оп, д	1
B. velutinum (Hedw.) B. S. G.+	О, К, Т	с, л	ме, ст	1
Bryoerythrophyllum recurvirostre (Hedw.) Chen	О, П, Т	с	ме	2
Bryum amblyodon C. Muell.	Р, П, К	с, н, б	ме, по, д	3
B. archangelicum B. S. G.	О, П	с	по, ме	1
B. argenteum Hedw.	К	с	ме	1
B. caespiticium Hedw.	О	с, к	ме, по	1
B. creberrimum Tayl.	К*	с	ме	1
B. elegans Nees ex Brid.	О, Р, П, К	с	ме	2
B. intermedium (Brid.) Bland.	П, К	с	ме	1
B. knowltonii Barnes	О	с	ме	1
B. murmanicum Broth.+	Р	с	ме	1
B. oblongum Lindb.++	К	п	по	1
B. pallens (Brid.) Sw. ex Roehl.	О	н	пе	1
B. pallescens Schleich. ex Schwaegr.	В, Р, П, Т	с	по, ме	2
B. pseudotriquetrum (Hedw.) Gaerth. et al.	О, В, Р, П, К, Т	б, р, с, ж	по	3
B. purpurascens (R. Br.) B. S. G.	О	б	по	1
B. rutilans Brid.++	К	п	по	1

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Местонахождение	Местообитание	Субстрат	Частота встречаемости
Bryum salinum Hag. ex Limpr.	О, В, П, К, Т	с, п, б	ме, пе	3
B. saxatile Hag.	П	с	ме	1
B. subelegans Kindb.++	О, Т*	с, л	ка, по	1
B. subneodamense Kindb.++	Р	с	по	1
Buxbaumia aphylla Hedw.++	Т	м	д	1
Calliergon cordifolium (Hedw.) Kindb.	В, Р, К	б, л	по, оп	2
C. giganteum (Schimp.) Kindb.	О, В, Р, П, К, Т	б, р, с, н, п	по, ме	3
C. richardsonii (Mitt.) Kindb.	В, Р, К	б, л	по	2
Calliergonella cuspidata (Hedw.) Loeske	В	р	по	1
Campylium chrysophyllum (Brid.) J. Lange	П	м	ме	1
C. polygamum (B. S. G.) C. Jens.	В, П, К, Т	л, б, с, р	по	2
C. sommerfeltii (Myr.) J. Lange	В, Р, П, К	л, б, н	д, по, тр	2
C. stellatum (Hedw.) C. Jens. var. *stellatum*	О, В, Р, П, К, Т	б, р, л	по, оп, э	3
C. stellatum var. *protensum* (Brid.) Bryhn ex Grout	О, В, Р, П, К	б, р, л	по, оп	3
Catoscopium nigritum (Hedw.) Brid.	П, Т	б, н, р	по, пе	1
Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid.	О, В, Р, П, К, Т	н, с, л	по, ме, д	4
Cinclidium stygium Sw.	О, В, Р, П, К, Т	л, б	по	3
C. subrotundum Lindb.	О, К	б	по	1
Climacium dendroides (Hedw.) Web. et Mohr	О, В, П, К	л, п, ж, с	по, оп, д	3
Cnestrum schisti (Web. et Mohr) Hag.	Р, П*	с	ка	1
Conostomum tetragonum (Hedw.) Lindb.	О, В, Р, П, К	с	по, ме	2
Cynodontium strumiferum (Hedw.) Lindb.	О, В, Р, П, К	с, л	ме, д, ст, ка	3
C. tenellum (B. S. G.) Limpr.	О, В, Р, П, К	с	ме	3
Desmatodon cernuus (Hueb.) B. S. G.+ ++	Т*	с	ме	1
Dichelyma falcatum (Hedw.) Myr.	П	р, б	ка, чк	1
Dicranella cerviculata (Hedw.) Schimp.	О, В, П	н	по	2
D. subulata (Hedw.) Schimp.	О, В, П, К	н, м	по, пе	2
Dicranoweisia crispula (Hedw.) Lindb.	О, В, Р, П, К	л, р, с	ме, ка	3
Dicranum acutifolium (Lindb. et H. Arnell) C. Jens. ex Weinm.	В*, Р, К	л, б	по	2
D. angustum Lindb.	О, В, Р, К	л, б	по	2
D. bergeri Bland.	О, В, Р, П, К, Т	л, б, с	по	3
D. bonjeanii De Not.	О, В, Р, П, К, Т	л, б, с	по, д, чк	3
D. brevifolium (Lindb.) Lindb.	Р, Т	с	ме	1
D. congestum Brid.	О, В, Р, П, К, Т	л, с, н	по, д	3
D. drummondii C. Muell.	О, В, Р, К	л, с	по, ме	2
D. elongatum Schleich. ex Schwaegr.	В, Р, П, К	с, н	ме, по	2
D. fragilifolium Lindb.	В, Т	л	д	1
D. fuscescens Turn.	О, В, Р, П, К	л, с	по, ме, д	3
D. groenlandicum Brid.	В, П, К	б, с	по	1
D. majus Sm.	О, В, Р, П, К, Т	л, с, б	по, д	4
D. muehlenbeckii B. S. G.	В*, К*			1
D. polysetum Sw.	О, В, Р, К	л, с, б	по, чк	3
D. scoparium Hedw.	О, В, Р, П, К, Т	л, с, п, ж	по, ме, д	4
D. spadiceum Zett.	В	л	п	1
D. spurium Hedw.+	О, Р, К	л	по	1

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Местонахождение	Местообитание	Субстрат	Частота встречаемости
Didymodon rigidulus Hedw.	Р	н	пе	1
Distichium capillaceum (Hedw.) B. S. G.	О, В, Р, П, К, Т	с, л	ме	3
D. inclinatum (Hedw.) B. S. G.	О, Р, Т	с	ме	2
Ditrichum flexicaule (Schwaegr.) Hampe	О, В, Р, П, К, Т	л, с	по, ме	2
D. cylindricum (Hedw.) Grout+	Т	с	ме	1
Drepanocladus aduncus (Hedw.) Warnst.	В, К	р, п	ме, пе	1
Encalypta brevicollis (B. S. G.) Bruch ex Aongstr.	П	с	по	1
E. ciliata Hedw.	П*, Т	с	ме	1
E. procera Bruch	П	с	ме	1
E. rhaptocarpa Schwaegr.	Р, П, Т*	с	ме	1
Eurhynchium pulchellum (Hedw.) Jenn. var. *pulchellum*	В, П, Т*	с, л	ме, ст	1
E. pulchellum var. *diversifolium* (B. S. G.) C. Jens	Р	с	ка	1
Fissidens adianthoides Hedw.	О, В, П, К, Т	л, р, с	по, ме, д	2
F. osmundoides Hedw.	О, В, Р, П, К, Т	р, с, б	по, ме, чк, ст	3
F. viridulus (Sw.) Wahlenb.+	В	р	ме	1
Fontinalis antipyretica Hedw. var. *antipyretica*	В*, Т	р	по, д	1
F. antipyretica var. *gracilis* (Lindb.) Schimp.	В	р	ка	1
F. dalecarlica B. S. G.	В, П	р	ка	1
Funaria hygrometrica Hedw.	О, В, Р	н, к	по	2
Grimmia affinis Hoppe et Hornsch. ex Hornsch.	О, В, Р	с	ка, ме	2
G. doniana Sm.	К	с	ка, ме	1
G. torquata Hornsch. in Grev.	О, Р	с	ка, ме	2
Gymnostomum aeruginosum Sm.	Т	с	ме	1
Hamatocaulis lapponicus (Norrl.) Hedenaes++	В*	б	по	1
H. vernicosus (Mitt.) Hedenaes+ ++	В*	б	по	1
Hedwigia ciliata (Hedw.) Beauv.	О, В, Р, П, К	с, л	ка, ме, ст	3
Helodium blandowii (Web. et Mohr) Warnst.	О, В, П, К, Т	б, л, р	по	3
Herzogiella turfacea (Lindb.) Iwats.+	В, П	б, н	по, д	1
Heterocladium dimorphum (Brid.) B. S. G.	П	с	ме	1
Hygrohypnum alpestre (Hedw.) Loeske	О, В, П	р	ка	2
H. luridum (Hedw.) Jenn.	П	с	ме	1
H. smithii (Sw. ex Lilj.) Broth.	П	р	ка	1
Hylocomiastrum pyrenaicum (Spruce) Fleisch.	О, В*	ж, с	по	1
Hylocomium splendens (Hedw.) B. S. G.	О, В, Р, П, К, Т	л, с, б	по	4
Hypnum callichroum Funck ex Brid.	К	б	оп	1
H. cupressiforme Hedw.	О	с	ка, ме	1
H. lindbergii Mitt.	О, В, П, К, Т	р, б, ж	по, оп, ме	2
H. plicatulum (Lindb.) Jaeg.++	Р, П	с	ка, ме, по	1
H. pratense Koch ex Spruce	О, В, П, К	б, л, ж	по	2
H. vaucheri Lesq.+	Т*	с	ме	1
Isopterygiopsis pulchella (Hedw.) Iwats.	О, Р, П, К, Т	с, л, ж	по, ст, ме	2

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Местонахождение	Местообитание	Субстрат	Частота встречаемости
Isothecium myosuroides Brid.	Р	с	ме, ка	1
Kiaeria blyttii (Schimp.) Broth.	В*, Р	с	ка	1
Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wils.	О, В, Р, П, К	н, к	по, жи	3
Leptodictyum riparium (Hedw.) Warnst.	П	л, с	по, тр	1
Lescuraea saxicola (B. S. G.) Milde	П, К	л, р, с	по, ме, ст	1
Leskeella nervosa (Brid.) Loeske	О, В, П, К, Т	с, л	ме, ка, д, ст	2
Leucodon sciuroides (Hedw.) Schwaegr.	О, П	с	ме, ка	1
Limprichtia cossonii (Schimp.) Anderson et al.	В, П, К, Т	б, р	по, д	2
L. revolvens (Sw.) Loeske	О, В, Р, П, К, Т	б, с	по	3
Loeskypnum badium (Hartm.) Paul	О, В, Р, П, К, Т	б, с	по	3
Meesia longiseta Hedw.++	Т*	с	ме	1
M. triquetra (Richter) Aongstr.	О	б	по, оп	1
M. uliginosa Hedw.	О, Р, П, Т	л, б, р	по	2
Mnium stellare Hedw.	В, П, Т	с, л	по	2
Myurella julacea (Schwaegr.) B. S. G.	Р, П, Т	с	ме	2
M. tenerrima (Brid.) Lindb.	О	с	ка	1
Neckera pennata Hedw. var. *pennata* + ++	Р, Т*	с, н	по, ка	1
N. pennata var. *tenera* C. Muell.	О, Р, П	с	ка, ме	1
Oncophorus compactus (B. S. G.) Schljak.	О, В, Р	л, с, б	по, ме, д	2
O. virens (Hedw.) Brid.	О, В, Р, П, К, Т	с, р, л, н	ме, по, д	3
O. wahlenbergii Brid.	О, В, Р, П, К	л, с, р, б	по, ме, д	3
Orthodicranum montanum (Hedw.) Loeske	О, Р, К	с, л	ме, д	2
Orthotrichum affine Brid.	П, К	с, л	ме, ст	2
O. alpestre Hornsch.	В, П, Т	с	ме	1
O. obtusifolium Brid.	В, П, К	л	ст	2
O. pylaisii Brid.	В, П, К, Т	с	ме	2
O. speciosum Nees in Sturm+	К	л	ст	1
Paludella squarrosa (Hedw.) Brid.	О, В, Р, П, К, Т	б, л	по	3
Palustriella commutata (Hedw.) Ochyra var. *commutata*	Т	б	по	1
P. commutata var. *falcata* (Brid.) Ochyra	Т	б	по	1
P. decipiens (De Not.) Ochyra	Т*	б	по	1
Paraleucobryum longifolium (Hedw.) Loeske	О, В, Р, П	с	ме	2
Philonotis caespitosa Jur.	О	р	по	1
P. fontana (Hedw.) Brid.	П, К*, Т	б, л	по	2
P. tomentella Mol.	О, Р, П, К	р, л, н	по	2
Plagiomnium curvatulum (Lindb.) Schljak.	О, В, П, К, Т	л, ж, б	по	2
P. cuspidatum (Hedw.) T. Kop.	В, П, К, Т	л, р, ж	по	2
P. elatum (B. S. G.) T. Kop.	Т	р	по	1
P. ellipticum (Brid.) T. Kop.	О, В, Р, П, К, Т	л, р, б, н, ж	по, оп, д	3
P. medium (B. S. G.) T. Kop.	П, К	л, б	по	2
Plagiothecium cavifolium (Brid.) Iwats.	О, П	с, л	по, оп	1
P. denticulatum (Hedw.) B. S. G.	О, В, Р, П, К, Т	л, б, с	по, д, ка, ме	4
P. laetum Schimp. in B. S. G.	О, В, Р, П, К, Т	л, б, с	по, ме, ка, д	4

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Местонахождение	Местообитание	Субстрат	Частота встречаемости
Platydictya jungermannioides (Brid.) Crum	О, П	с	ме	1
P. subtilis (Hedw.) Crum+	П	л	по	1
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.	О, В, Р, П, К, Т	л, б, в, п, с	по	4
Pogonatum dentatum (Brid.) Brid.	О, В, Р, П, К	н	по	2
P. urnigerum (Hedw.) P. Beauv.	О, П, К	н	ме, по	1
Pohlia bulbifera (Warnst.) Warnst.	О, Р, П	н	по	2
P. cruda (Hedw.) Lindb.	О, В, Р, П, К, Т	с, н	ме, по	3
P. drummondii (C. Muell.) Andrews	Р	б	по	1
P. nutans (Hedw.) Lindb.	О, В, Р, П, К, Т	л, с, б, р, н	по, д, ст, ме	4
P. proligera (Kindb. ex Breidl.) Lindb. ex H. Arnell	О, Р, П, К	н, с	по, ме	2
P. wahlenbergii (Web. et Mohr) Andrews	О, В*	с, р	по	1
Polytrichastrum alpinum (Hedw.) G. L. Sm.	В, Р, П, К	с, п	по, ме	2
Polytrichum commune Hedw.	О, В, Р, П, К	л, б, с, н	по, д	3
P. jensenii Hag.	Р	л	по	1
P. juniperinum Hedw.	О, В, Р, П, К, Т	л, б, с	по, д, ме, н	4
P. longisetum Sw. ex Brid. var. *longisetum*	О, В, Р, П, К	л, б, н	по	3
P. longisetum var. *anomalum* (Milde) Hag.	О, В, П, К	н	по	2
P. piliferum Hedw.	О, В, Р, П, К	л, с, н	по, ме	3
P. strictum Brid.	В, Р, К	л, б, с	по, ме	3
P. swartzii Hartm.	О, Р	л, б, р, н	по	1
Pseudobryum cinclidioides (Hueb.) T. Kop.	О, В, Р, П, К	л, ж, б	по, д	3
Pseudocalliergon trifarium (Web. et Mohr) Loeske	О, В, Т	б	по	2
P. turgescens (T. Jens.) Loeske	В*	б	по	1
Pseudoleskea radicosa (Mitt.) Kindb.	П	с	ка	1
Pseudoleskeella papillosa (Lindb.) Kindb. ++	О, П, К, Т	с	ме	2
P. tectorum (Funck ex Brid.) Kindb.	О, В, Р, П, К, Т	с, б	ме, д	3
Pterigynandrum filiforme Hedw.	О, В, Р, П, К, Т	с	ка, ме, по, ст	3
Ptilium crista-castrensis (Hedw.) De Not.	О, В, Р, П, К	л, с	по	3
Pylaisiella polyantha (Hedw.) Grout	О, В, Р, П, К	с, л	ме, ка, д, ст	2
Racomitrium canescens (Hedw.) Brid.	П	с	ме	1
R. lanuginosum (Hedw.) Brid.	В*, К	с	ме	1
R. microcarpon (Hedw.) Brid.	О, В, Р, П, К	с, л, б, р	ме, ка	3
R. sudeticum (Funck) B. S. G.	О	с	ме	1
Rhizomnium magnifolium (Horik.) T. Kop.	О, В, П, К, Т	л, б, с	по	2
R. pseudopunctatum (Bruch et Schimp.) T. Kop.	О, В, Р, П, К, Т	л, р, б, с	по	3
R. punctatum (Hedw.) T. Kop.	О, В, П	л, р, с	по	1
Rhodobryum roseum (Hedw.) Limpr.	В, П, К, Т	л, ж	по	2
Rhytidiadelphus squarrosus (Hedw.) Warnst.	В*, П, К	л	по	1

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Местонахождение	Местообитание	Субстрат	Частота встречаемости
Rhytidiadelphus subpinnatus (Lindb.) T. Kop.	О, В	ж, л	по, д	2
R. triquetrus (Hedw.) Warnst.	О, В, Р, П, К	л, ж, б	по	3
Rhytidium rugosum (Hedw.) Kindb.	О, П, К	с	ме, по	2
Saelania glaucescens (Hedw.) Broth.	П, Т	с	ме	2
Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske	О, В, Р, П, К, Т	л, б, п, с, к	по, ме, д, ст, оп, ка	4
Sarmentypnum sarmentosum (Wahlenb.) Tuom. et T. Kop.	О, В, Р, П, К	б, с	по, ме	3
Schistidium agassizii Sull. et Lesq. in Sull.	О, В, П	р, с	по, ме	2
S. apocarpum (Hedw.) B. S. G. var *apocarpum*	О, В, Р, П, К	с	ме	3
S. apocarpum var. *confertum* (Funck) Moell.	О, Р, К, Т	с	ме	2
S. flaccidum (De Not.) Lindb.	В, К	р, с	ме	1
S. strictum (Turn.) Mart.	О, Т	с	ме	1
Scorpidium scorpioides (Hedw.) Limpr.	О, В, Р, П, К, Т	б	по	3
Sphagnum angustifolium (Russ. ex Russ.) C. Jens.	О, В, Р, П, К	б, л, р	по	2
S. annulatum H. Lindb. ex Warnst.	Р, П	б	по, чк	1
S. balticum (Russ.) Russ. ex C. Jens.	В, Р, К	б	по	2
S. capillifolium (Ehrh.) Hedw.	О, В, Р, П, К	б, л, ж	по	3
S. centrale C. Jens. ex H. Arnell et C. Jens.	О, В, Р, П, К	б, р, л	по	2
S. compactum DC.	О, В, Р, П	б, с	по	2
S. cuspidatum Ehrh. ex Hoffm.	В*, П	с	по	1
S. fallax (Klinggr.) Klinggr.	О, В, К	б, р	по	2
S. fimbriatum Wils.	В, К	б, л, п	по	2
S. flexuosum Dozy et Molk.+	В, Р, К	б, с, р	по	1
S. fuscum (Schimp.) Klinggr.	О, В, Р, П, К	б, р, л	по	3
S. girgensohnii Russ.	О, В, Р, К	л, р	по	3
S. jensenii H. Lindb.	О, В, Р, П	б	по	2
S. lindbergii Schimp. ex Lindb.	О, В, Р, П, К	б, с	по	3
S. magellanicum Brid.	В	б	по	1
S. majus (Russ.) C. Jens.	К	б	по	1
S. papillosum Lindb.	В	б	по	1
S. platyphyllum (Lindb. ex Braithw.) Sull. ex Warnst.	О, В*	б, л	по	1
S. quinquefarium (Lindb. ex Braithw.) Warnst.+	В*	л	по	1
S. riparium Aongst.	В, Р, П, К	б, л	по	2
S. rubellum Wils.	О, В*	б	по	1
S. russowii Warnst.	В, Р, П, К	б, л, ж	по	3
S. squarrosum Crome	О, В, Р, П, К	б, р, л	по	3
S. subfulvum Sjoers	В	б	по	1
S. subnitens Russ. et Warnst. ex Warnst.+	В*	б	по	1
S. subsecundum Nees ex Sturm	О, В, Р, К	б, л	по	2
S. tenellum (Brid.) Perss. ex Brid.	В*, К	б	по	1
S. teres (Schimp.) Aongst. ex Hartm.	О, В, Р, П, Т	б, р	по	2
S. warnstorfii Russ.	О, В, Р, П, К, Т	б, л, р	по	3

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Местонахождение	Местообитание	Субстрат	Частота встречаемости
Splachnum ampullaceum Hedw.	В, Р, К, Т	б, л	э	2
S. luteum Hedw.	О, В, Р, П, К, Т	б, л	э	3
S. rubrum Hedw.	О, В*	л, б	э	1
S. sphaericum Hedw.	В, Р, Т	б, л	э	2
S. vasculosum Hedw.	К, Т	б, л	э	1
Straminergon stramineum (Brid.) Hedenaes	О, В, Р, П, К, Т	б, с	по, д	3
Tayloria lingulata (Dicks.) Lindb.	О, В, Р, П, К	л, б, р, п, к	по, ме	2
T. tenuis (Dicks.) Schimp.	О, К, Т*	л, б, с	э, ме	1
Tetraphis pellucida Hedw.	О, В, Р, П, К	л, с, н	д, по, ме	3
Tetraplodon angustatus (Hedw.) B. S. G.	О, В, Р	б, л, с	жи, э	2
T. mnioides (Hedw.) B. S. G.	О, В, Р, П, К	б, л, с, н	жи, э	2
Timmia austriaca Hedw.	П*, Р	с	ме	1
Tomentypnum nitens (Hedw.) Loeske	О, В, Р, П, К, Т	б, р, л	по	3
Tortella fragilis (Hook. et Wils.) Limpr.	О, Р, П, К	с	ме	3
T. tortuosa (Hedw.) Limpr.	О, В, Р, П, К, Т	с	ме	3
Tortula ruralis (Hedw.) Gaerth. et al.	О, В, Р, П, К, Т	с, ж, п	по, ме, пе	3
Ulota curvifolia (Wahlenb.) Lilj.	О, В, Р, П, К	с, л	ка, ме	2
Warnstorfia exannulata (B. S. G.) Loeske	О, В, Р, П, К	б, с, л	по, д	3
W. fluitans (Hedw.) Loeske	О, В, Р, П, К	б, с, л	по, ме	3
W. procera (Ren. et H. Arnell) Tuom.	О, Р	б, р	по	2
W. pseudostraminea (C. Muell.) Tuom.+	В, К	с, б	по, ме	1
W. tundrae (H. Arnell) Loeske	В	б	по	1

Примечание. **Местонахождения:** В — о-в Великий, К — Кемь-лудский архипелаг, О — о-в Олений, П — залив Порья губа, Р — о-в Ряжков, Т — п-ов Турий. * — сведения о местах произрастания видов не подтверждены нашими сборами и потому приводятся по литературным источникам (П* — по: Brotherus, 1923; К*, В* — по: Богданова, 1969, 1981; Т* — по: Шляков, Константинова, 1982). **Местообитания:** б — болотные, в — вороничники на морском побережье и безлесных островах, ж — различные лужайки и сенокосные луга, к — кострища, л — лесные, м — морские песчаные пляжи, полоса прибоя, н — участки с нарушенным напочвенным покровом в различных растительных сообществах (почвенные шурфы, ветровальные ямы, покрытые почвой корни поваленных деревьев, вытаптываемые участки), п — приморские луга, р — берега речек и ручьев, с — скальные. **Субстрат:** д — древесина, жи — животные останки (погадки, трупики, кости), ка — скально-каменистый, ме — мелкозем, оп — опад, пе — песок, по — почва, ст — стволы и ветви живых деревьев, тр — упавшие плодовые тела трутовиков, чк — кочки осок, э — экскременты животных. **Частота встречаемости:** 1 — редко (1—3 местонахождения), 2 — изредка (5—10 точек), 3 — часто (не менее чем в 10—15 точках, причем в большинстве обследованных подходящих местообитаний), 4 — повсеместно (довольно равномерно во всех обследованных местах). **Редкие виды:** «++» — внесены в Красную книгу Европы, «+» — в Красную книгу Мурманской обл.

площади, но часто встречающихся евтрофных болотец; эпифиты, произрастающие на толстых стволах осин; а также виды, случайно попавшие на острова с расположенных недалеко Кандалакшских гор. Достаточная удаленность островов и участков материкового побережья друг от друга обеспечивает различия в климатических и геологических условиях. Исследованные заповедные участки относятся к различным флористическим районам (Шляков, Константинова, 1982; Раменская, 1983). Так, Порья губа и п-ов Турий расположены на Кандалакшском берегу Кольского п-ова и являются частью Варзугского флористического района, а острова Кемь-лудского архипелага, Олений, Ряжков и Великий, находятся в непосредственной близости от Карельского берега, включаемого в Ковдозерский (Топозерский) район. В-четвертых, важным обстоятельством является достаточно полное выявление бриофлоры. 108 новых для бриофлоры Кандалакшского заповедника видов мхов найдены впервые на

ТАБЛИЦА 2

Некоторые характеристики ряда флор листостебельных мхов

Показатель	КГЗ	Кутса[1]	Ловозерские горы[2]	Хибины[3]	Мурманская обл.[4]	Карелия[5]
Площадь территории, км^2	~ 160—190	>520	850	1500	144900	172400
Число видов	267	270	227	293	450	425
» родов	108	122	85	109	141	147
» семейств	39	39	31	39	42	41
Отношение в/р	2.5	2.2	2.7	2.7	3.2	2.9
» в/с	6.8	6.9	7.3	7.6	10.7	10.4
» р/с	2.8	3.1	2.7	2.8	3.4	3.6

Примечание. в — число видов, р — число родов, с — число семейств во флорах мхов. В табл. 2 и 3: [1] — по: Ulvinen, 1996; [2] — по: Белкина и др., 1991; [3] и [4] — по: Шляков, Константинова, 1982; Константинова и др., 1993; а также неопубликованные данные авторов статьи; [5] — по. Волкова, Максимов, 1993.

его территории в результате проведенного нами исследования (прочие виды приводились ранее для некоторых островов и п-ва Турий — Богданова, 1969, 1981; Шляков, Константинова, 1982).

Отмеченные в заповеднике виды относятся к 108 родам и 39 семействам. 13 семейств представлены 1 видом каждое. К 10 крупнейшим семействам принадлежат 185 видов, что составляет 69.3 % от всей флоры мхов заповедника (табл. 3). По числу входящих в них видов лидируют семейства *Amblystegiaceae*, *Dicranaceae*, *Sphagnaceae*, численность которых почти одинакова. Несколько «отстает» от них сем. *Bryaceae*. Прочие семейства значительно меньше по числу входящих видов.

Если сравнить этот спектр с таковым для Ловозерских и Хибинских гор, а также Мурманской обл. в целом (табл. 3), то заметна существенно меньшая роль сем. *Bry-*

ТАБЛИЦА 3

Спектры ведущих семейств ряда флор листостебельных мхов

Семейство	КГЗ	Кутса[1]	Ловозерские горы[2]	Хибины[3]	Мурманская обл.[4]	Карелия[5]
Amblystegiaceae	11.6	11.9	11.9	7.2	10.0	9.9
Dicranaceae	11.2	11.1	14.5	13.0	11.3	9.9
Sphagnaceae	10.8	3.7	7.5	7.5	8.0	9.2
Bryaceae	10.1	7.0	11.5	16.0	13.3	7.1
Brachytheciaceae	5.6	6.7	6.2	5.8	5.8	5.9
Mniaceae	4.4	6.3	6.2	5.5	4.7	4.7
Polytrichaceae	4.4	3.7	6.2	6.1	4.2	3.8
Grimmiaceae	4.1	3.7	6.6	6.8	5.6	6.6
Pottiaceae	3.3	4.4	(1.3)	3.1	4.2	4.5
Splachnaceae	3.3	(3.0)	(2.6)	(1.7)	(2.4)	(2.4)
Hypnaceae	3.3	4.1	(2.6)	2.7	3.1	4.5
Ditrichaceae	(2.2)	(3.0)	3.1	3.1	(2.2)	(2.1)
Bartramiaceae	(2.2)	(3.0)	3.1	(2.4)	(2.4)	(2.6)
Orthotrichaceae	(2.9)	(3.3)	(0.9)	(1.7)	(2.7)	(3.3)
Plagiotheciaceae	(1.8)	(1.9)	(2.2)	(1.7)	(1.8)	(3.1)

Примечание. Численность семейств дана в % от общего числа видов. В скобках приведены значения для семейств, не вошедших в данной флоре в 10 крупнейших.

aceae (4-е место). Поскольку представителям этого семейства при сборах было уделено особое внимание, а при определении видов рода *Bryum* в сомнительных случаях мы консультировались со знатоком этой группы Р. Н. Шляковым, то можно с уверенностью говорить о достоверном снижении участия представителей родов *Bryum* и *Pohlia* в сложении флоры КГЗ. Это семейство в Мурманской обл. включает большое число видов, тяготеющих к горным условиям. Примечательно, что сем. *Grimmiaceae*, хотя и вошло в число ведущих, но играет заметно меньшую роль, чем в горных районах. Из относящихся к этому семейству видов, обильных и частых в горах Мурманской обл., свои позиции сохранили лишь *Schistidium apocarpum* и *Racomitrium microcarpon*. Другие активные в горах виды, например *R. canescens*, *R. lanuginosum*, *R. sudeticum*, *Grimmia doniana*, здесь редки и даже единичны. Некоторые виды этого семейства, найденные на заповедных островах, произрастают лишь в нехарактерных местообитаниях. Например, горное растение мест с поздно стаивающим снегом *Pohlia drummondii* собрано на верховом болоте. Семейства *Ditrichaceae* и *Bartramiaceae* со значительным числом горных видов здесь не вошли в десятку наиболее крупных.

Следует отметить значительно меньшую роль в растительном покрове, чем в более северных районах, широко распространенного в Мурманской обл. вида *Andreaea rupestris*, а также большое участие другого эпилита — *Hedwigia ciliata*, нечастого на севере области и нередко встречающегося на скалах и крупных камнях на юге.

Еще одним обстоятельством, влияющим на видовой состав мхов, является слабое развитие гидрографической сети на островных территориях. Некоторые мхи, связанные с руслами и берегами ручьев и речек (реже с влажными скалами), отсутствуют (*Bryum wiegelii* Spreng., *Hygrohypnum ochraceum* (Turn. ex Wils.) Loeske) или произрастают только на материковом побережье — в Порьей губе, на островах же не отмечены (*Blindia acuta*, *Fontinalis dalecarlica*, *Hygrohypnum smithii*).

Сравнение показало, что в спектре ведущих семейств бриофлоры территории бывшего природного парка Кутса (Ulvinen, 1996), расположенной на юго-востоке Мурманской обл. и не имеющей крупных горных поднятий, 10 крупнейших семейств те же, что и в заповеднике; однако на 3-м месте вместо сем. *Sphagnaceae* оказалось сем. *Bryaceae*, что связано с явной неполнотой сборов сфагновых мхов и, вероятно, большими абсолютными высотами. В целом же спектр семейств (с поправкой на *Sphagnaceae*) южных, в том числе островных территорий Мурманской обл., единообразен.

Сопоставление спектров ведущих семейств во флорах листостебельных мхов беломорской части КГЗ, Мурманской обл. и Карелии (Волкова, Максимов, 1993) показало, что по «головной» части спектра бриофлора КГЗ стоит ближе к Карельской, чем к Мурманской. Но в отличие от изучаемой флоры в Карелии лучше представлено сем. *Grimmiaceae*, занимающее 4-е место (табл. 3).

Из островных флор наиболее богатой оказалась флора о-ва Великий (173 вида), что и понятно, учитывая его большой размер и близость к материку. Значительное видовое разнообразие отмечено также на о-ве Олений и Кемь-лудском архипелаге, имеющих практически одинаковое число видов (154 и 153 соответственно), при том что последний более чем в два раза уступает по площади первому. Наиболее сходными по флористическому составу являются близко расположенные острова Олений и Ряжков, имеющие 103 общих вида, что составляет 67.3 % от флоры о-ва Олений и 75.2 % от флоры о-ва Ряжков (коэффициент Серенсена—Чекановского равен 0.71).

Спектры ведущих семейств бриофлор островов единообразны и отражают роль семейств во флоре всего заповедника. Однако в силу незначительной площади территорий и меньшего видового разнообразия по сравнению со всем заповедником здесь большее влияние оказывают случайные факторы, такие как занос зачатков, присутствие на острове того или иного типа местообитания, пропуск при сборе. Так, наличие на о-ве Большой Кемь-лудский зрелого осинника обусловило произрастание здесь нескольких видов рода *Orthotrichum*, вследствие чего сем. *Orthotrichaceae* во флоре Кемь-лудского архипелага попало в число ведущих. Возможно, случайным заносом зачатков можно объяснить произрастание только в одной точке на о-ве Ряжков скального вида *Isothecium myosuroides* (причем в достаточно большом количестве, хотя подходящие местообитания встречаются и на других островах), в результате только на о-ве Ряжков представлено сем. *Lembophyllaceae*. На о-ве Оленьем возрастает доля видов семейств *Bryaceae* и *Grimmiaceae*, что, возможно, связано с более близким расположением острова к Кандалакшским горам.

Флора островов Порьей губы насчитывает 125 видов листостебельных мхов, на побережье собран еще 41 вид, не встреченный на островах. Среди собранных на побережье — обитатели скал (виды *Encalypta*, *Heterocladium dimorphum*, *Leucodon sciuroides*, *Neckera oligocarpa*, *Pseudoleskeella papillosa*), евтрофные виды лесов (*Pseudobryum cinclidioides*, *Rhodobryum roseum*, *Rhytidiadelphus squarrosus*), виды речек и ручьев, влажных скал (*Blindia acuta*, *Fissidens osmundoides*, *Fontinalis dalecarlica*, *Hygrohypnum alpestre*, *H. smithii*, *Philonotis fontana*).

Мохообразные нарушенных участков. При изучении мхов КГЗ были обследованы участки с нарушенным напочвенным покровом как естественные (ветровальные и другие ямы, покрытые почвой корни поваленных деревьев, участки незадернованной почвы), так и антропогенные (почвенные шурфы, тропы, кострища и т. д.). Всего на нарушенных участках найдено 37 видов, 9 из которых встречены только здесь. Характерны для нарушенных местообитаний *Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrometrica*, *Leptobryum pyriforme*, *Pohlia nutans*, являющиеся по своей жизненной стратегии типичными эксплерентами в понимании Л. Г. Раменского (Работнов, 1978 : 124), а также *Sanionia uncinata* — вид с чрезвычайно широкой экологической амплитудой. В общем же набор видов мхов нарушенных местообитаний довольно пестр по таксономическому составу, экологическим требованиям входящих видов, составу флористических элементов. Среди последних преобладают бореальные виды, их 15. Интересно, однако, заметить, что на естественно нарушенных местообитаниях произрастает 12 бореальных и 3 арктогорных вида, а на антропогенных — 6 бореальных и почти столько же (5) арктогорных видов. Некоторые виды, находясь в неблагоприятных для себя условиях, заселяют нарушенные местообитания. Так, арктогорный мох *Arctoa fulvella* обнаружен на о-ве Олений на песчаной почве неглубокого почвенного шурфа в приморском сосняке и в районе губы Белозерская на слое почвы на еловом корче. Аналогично *Aulacomnium turgidum* встречен на краю тропы (и только однажды).

Редкие виды. На территории КГЗ произрастают 18 видов, внесенных в Красную книгу Мурманской обл. (Редкие..., 1990), 12 — в Красную книгу Европы (Red..., 1995). Практически все они редкие и в заповеднике. Уникальным местом, где произрастает большое число редких видов, является п-ов Турий, в меньшей степени — Кемь-лудский архипелаг и о-в Великий.

14 видов, упоминающихся в литературе для данного района, не подтвердились нашими сборами (табл. 1). 36 видов найдены на территории заповедника в одной, а 32 — только в двух точках.

Авторы признательны Р. Н. Шлякову за проверку некоторых образцов мхов и сотрудникам Кандалакшского заповедника за содействие в проведении экспедиционных работ.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 94-04-12959 и 97-04-48998) и подпрограммы «Биологическое разнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белкина О. А., Константинова Н. А., Костина В. А. Флора высших растений Ловозерских гор (сосудистые и мохообразные). СПб., 1991. 206 с.

Белкина О. А., Лихачев А. Ю. Листостебельные мхи острова Ряжков // Бюл. МОИП, отд. биол. 1997а. Т. 102. Вып. 2. С. 65—72.

Белкина О. А., Лихачев А. Ю. Конспект флоры листостебельных мхов Кандалакшского заповедника (Белое море). Апатиты, 1997б. 48 с.

Богданова Н. Е. О бриофлоре Кемь-Лудского архипелага // Вест. МГУ. Биология. 1969. Сер. 6. № 1. С. 111—114.

Богданова Н. Е. Мохообразные острова Великого (Белое море) // Флористические исследования в заповедниках РСФСР. М., 1981. С. 103—112.

Бреслина И. П. Приморские луга Кандалакшского залива Белого моря // Биолого-флористические исследования в связи с охраной природы в Заполярье. Апатиты, 1980. С. 132—143.

Бреслина И. П. Растения и водоплавающие птицы морских островов Кольской Субарктики. Л., 1987. 200 с.

Волкова Л. А., Максимов А. И. Список листостебельных мхов Карелии // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск, 1993. С. 57—91.

Воробьева Е. Г. Анализ флоры островов Кандалакшского залива // Флора и растительность островов Белого и Баренцева морей. Мурманск, 1996. С. 89—100.

Елисеев Н. А. Дайки Кандалакшского побережья // Геология СССР. Мурманской область. Ч. 1. Геологическое описание. М., 1958. Т. 27. С. 435—437.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1. С. 1—85.

Константинова Н. А. Печеночники Кандалакшского заповедника (острова и побережье Кандалакшского залива Белого моря). Апатиты, 1997. 46 с.

Константинова Н. А. Флора печеночников Кандалакшского заповедника (острова и побережье Кандалакшского залива Белого моря) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 2. С. 25—40.

Константинова Н. А., Лихачев А. Ю., Белкина О. А. Дополнения и уточнения к «Конспекту флоры мохообразных Мурманской области» // Флористические и геоботанические исследования в Мурманской области. Апатиты, 1993. С. 6—44.

Лихачев А. Ю. Дополнение к бриофлоре Кандалакшских и Колвицких гор (Мурманская область) // Ботанические исследования за Полярным кругом. Апатиты, 1989. С. 86—91.

Лихачев А. Ю. К флоре листостебельных мхов островов и побережья залива Порья губа (Кольский полуостров) // Новости сист. низших раст. 1996. Т. 31.

Работнов Т. А. Фитоценология. М., 1978. 384 с.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 216 с.

Редкие и нуждающиеся в охране растения и животные Мурманской области. Мурманск, 1990. 192 с.

Рихтер Г. Д. Север европейской части СССР: Физико-географическая характеристика. М., 1946. 192 с.

Справочник по климату СССР. Вып. 2. Ч. 2. Л., 1965. 144 с.

Шляков Р. Н., Константинова Н. А. Конспект флоры мохообразных Мурманской области. Апатиты, 1982. 227 с.

Яковлев Б. А. Климат Мурманской области. Мурманск, 1961. 99 с.

Brotherus V. F. Laubmoose Fennoscandias. Helsingfors, 1923. XXIV, 635 S.

Red Data Book of European Bryophytes // Ed. by European Committee for Conservation of Bryophytes. Trondheim, 1995. 291 p.

Ulvinen T. Bryophytes of the former Kutsa Nature Reserve // Oulanka reports. 1996. Vol. 16. P. 53—62.

Полярно-альпийский ботанический сад-институт КНЦ РАН
Кировск

Получено 5 V 1998

SUMMARY

Mosses from protected islands and coast of Kandalaksha Bay (White Sea) are studied. Annotated list includes 267 species from 108 genera and 39 families. 108 moss species are registered here in the first time. Peculiarities of moss flora taxonomic structure and species diversity are discussed. 37 moss species were found on disturbed habitats.

УДК 581.4 + 57.087.1

© Н. С. Ростова

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СИСТЕМЫ КОРРЕЛЯЦИЙ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ. 1. ЕСТЕСТВЕННЫЕ ПОПУЛЯЦИИ *LEUCANTHEMUM VULGARE* (*ASTERACEAE*)

N. S. ROSTOVA. THE VARIABILITY OF CORRELATIONS SYSTEMS BETWEEN THE MORPHOLOGICAL CHARACTERS. 1. NATURAL POPULATIONS OF *LEUCANTHEMUM VULGARE* (*ASTERACEAE*)

Рассмотрены разные подходы к проблеме сравнительного анализа корреляционных матриц в отечественной и зарубежной литературе. Подробно описана последовательность анализа с использованием разработанного автором (Ростова, 1980, 1985) эвристического подхода. На примере корреляции признаков побега у *Leucanthemum vulgare* показано влияние условий местообитаний на уровень общей и согласованной изменчивости исследованных признаков, на структуру их связей в индивидуальной изменчивости.

Ключевые слова: корреляция, изменчивость, популяция.

Для современного периода развития корреляционного анализа характерно усложнение решаемых с его помощью проблем. Наряду с детальным изучением структуры взаимосвязей одного определенного объекта (в конкретных условиях и на одной выборке) все чаще появляются работы, в которых сопоставляются корреляции у разных объектов, в разных условиях. При небольшом числе сравниваемых матриц такое сопоставление может быть сделано на уровне простого описания либо альтернативных оценок (связь есть или ее нет). Более детальный анализ особенно для большого числа сравниваемых матриц требует разработки методов оценки различий и их конкретизации.

Методы сравнительного анализа матриц корреляции

Прежде всего это коэффициент дивергенции корреляций (КДК; Шмидт, 1964), величина которого вычисляется как средний модуль «достоверных» (см. ниже) разностей между всеми соответствующими парами коэффициентов в сравниваемых матрицах. Предложенная нами (Ростова, 1985) замена КДК на полную сумму модулей разностей облегчает процедуру сравнения, не оказывая решающего влияния на его результаты и, кроме того, позволяет применять стандартные алгоритмы, имеющиеся в статистических пакетах программ.

Иной подход к сравнению структуры зависимостей (Андреев, Решетников, 1978; Андреев, 1980) основан на графическом сопоставлении нагрузок отдельных признаков, полученных для 2 разных выборок, по первой главной компоненте; это позволяет определить, связи каких именно признаков изменяются. Однако в состав первой главной компоненты входит лишь часть признаков, а структура связей между остальными остается за рамками метода. В приведенном В. Л Андреевым (1980) виде анализ не дает количественной меры сходства, а при увеличении числа анализируемых матриц становится слишком громоздким.

В работах зарубежных исследователей, развивающих идеи «морфологической интеграции» (Olsen, Miller, 1958), для оценки значимости различий между матрицами наиболее часто применяется «тест Мантеля» (Mantel, 1967; Smouse et al., 1986; Sokal, Rohlf, 1995). Рассматриваются возможности использовать для сравнения не исходную матрицу, а только ее первый собственный вектор (Kohn, Atchley, 1988) либо все полученные главные компоненты (Arnold, 1981); применять для измерения сходства матриц разные коэффициенты корреляции (Cheverud, 1982, 1988; Kohn, Atchley, 1988) и сочетания разных оценок (Lofsvold, 1986; Jernigan et al., 1994). В качестве «индекса интеграции» используются квадрат среднего собственного вектора матрицы (Leamy, 1977; Leamy, Cheverud, 1984), средний квадрат всех коэффициентов (Cheverud, 1988).

D. Cowley, W. Atchley (1992) считают необходимым рассматривать сходство не двух, а множества матриц. Кроме того, помимо гипотезы эквивалентности возможно предположение о пропорциональности матриц. R. Shaw (1991, 1992) настаивает на рассмотрении не только формально ограниченной альтернативы (сходны или нет некоторые сравниваемые матрицы), но более подробного анализа, включающего также решение, какие именно изменения (связи каких признаков) ответственны за «несходство».

Главный вопрос, который поставлен в этих работах, — насколько допустимо для моделей эволюции использовать фенотипические характеристики вместо генетических, а также — изменяются ли генетические корреляции при дивергенции таксонов. Поэтому основное внимание этой группы исследователей было обращено на рассмотрение лишь наличия или отсутствия различий в сравнительно небольшом числе матриц. За редкими исключениями (Arnold, 1981) не рассматривается структура соответствующих матриц. Попытку оценить особенности корреляций и их изменений в разных группах признаков (морфологических, связанных с жизненным циклом, поведения) и между ними предпринял D. Roff (1995, 1996). Критику как общего подхода к анализу, так и соответствия использованных данных поставленной задаче высказали J. H. Willis с соавт. (1991).

Следует отметить, что среди отечественных и зарубежных исследователей существует очень распространенное заблуждение о возможности использования простых статистических приемов при сравнительном анализе матриц. Однако традиционные способы проверки статистической значимости разработаны для оценки отдельного значения или сравнения двух выборочных значений коэффициента корреляции, полученных по независимым выборкам. Перенесение таких способов проверки на множество коэффициентов корреляции, составляющих полную корреляционную матрицу, некорректно, так как они не являются независимыми. Оценки вероятности отличия всех этих коэффициентов от нуля, по-видимому, тем более искажены, чем выше порядок соответствующих матриц (больше признаков включены в анализ). Эти соображения весьма актуальны, поскольку во многих пакетах статистических программ при вычислении корреляционной матрицы отмечаются «значимые» значения и/или для каждого коэффициента приводится его статистическая ошибка, что создает видимость строгих оценок.

На самом деле проблемы статистической характеристики выборочных многомерных распределений весьма сложны и не разработаны полностью даже теоретически, не говоря уже об отсутствии рекомендаций для работ прикладного характера. Некоторое теоретическое обоснование имеется для многомерного распределения случайной корреляционной матрицы (с взаимно независимыми столбцами) — распределение Уишарта (Wishart, 1928, 1948; Кендалл, Стьюарт, 1976), однако в современных работах не удалось обнаружить примеров применения этого распределения.

Таким образом, строгое применение в сравнениях корреляционных матриц аппарата проверки статистических гипотез наталкивается на ряд серьезных трудностей как формального, так и принципиального характера. Используемые в настоящее время приемы сравнения матриц корреляции не могут считаться удовлетворительными, так как они либо дают слишком грубую оценку, либо пригодны для ограниченного круга задач. Некоторые методы, позволяя с большей или меньшей степенью обоснованности оценить вероятность случайности различий между 2 матрицами, не дают количественной меры этих различий. Сложность задачи и недостаточно разработан-

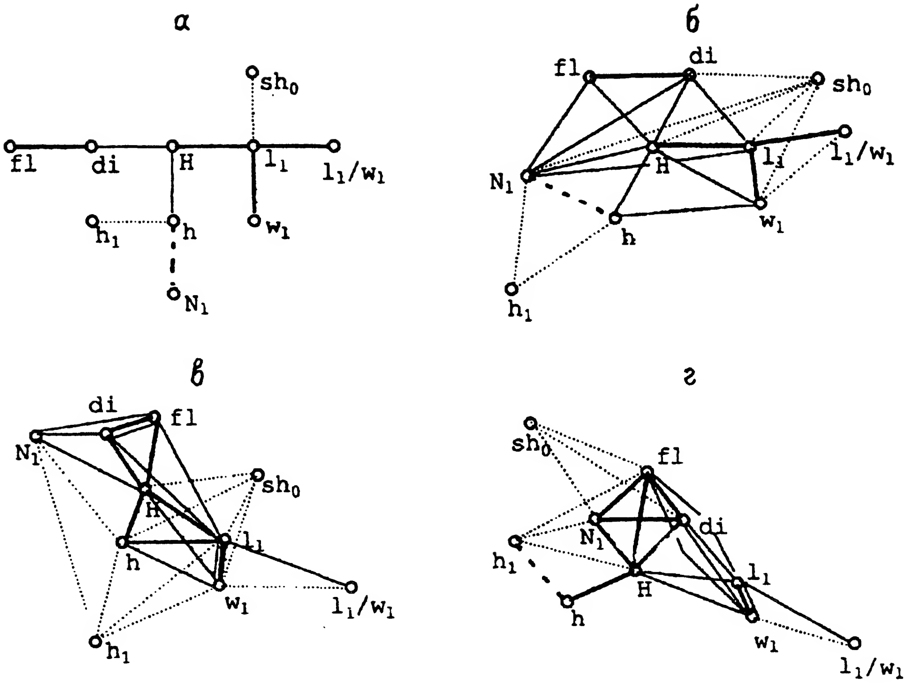


Рис. 1. Структура связей признаков побега *Leucanthemum vulgare* из разных типов местообитания.

а — максимальный корреляционный путь (местообитание А); *б*—*г* — графы корреляций: *б* — местообитание А, *в* — местообитание С, *г* — местообитание В.

На рисунках 1—6 использованы следующие обозначения корреляций: сплошные линии — положительные, пунктирные — отрицательные корреляции; двойные жирные — $|r| > = 0.8$, жирные — $|r| > = 0.6$, тонкие линии — $|r| < 0.6$ (до 0.3). Обозначения признаков даны в тексте.

ная (для ее использования с целью проверки статистических гипотез) теория многомерных распределений ограничивают возможность применения строгих статистических методов. Поэтому, столкнувшись в своей работе с необходимостью хотя бы приближенного решения такой задачи, мы попытались разработать некоторые приемы анализа, используя эвристический подход к проблеме. За основу этого подхода были приняты некоторые принципы, используемые в области количественной классификации для группировки (ординации) множества многомерных описаний (Ростова, 1980, 1985).

Пример сравнительного анализа корреляционных матриц

Рассмотрим последовательность анализа на примере 3 выборок нивяника обыкновенного *Leucanthemum vulgare* Lam. из окрестностей г. Вологда. Побеги были собраны в контрастных местообитаниях: на разнотравном лугу с мощным травостоем (A; n = 200), суходольном лугу (B; n = 100) и на затененном участке опушки леса (C; n = 100). Каждый очередной побег брали на расстоянии 1—2 м от предыдущего, предполагая, что они принадлежат к разным особям.

На каждом побеге измеряли его общую высоту (H, см), длину верхнего междоузлия (h_1, см), длину и ширину наибольшего листа со средней части побега (l_1, w_1, мм), диаметр диска главного соцветия (di, мм); считали число язычковых цветков (fl), общее число листьев на побеге (N_1) и число узлов без боковых побегов (от основания; sh_0). Поскольку длина верхнего междоузлия сильно коррелирует с размером побега, а число узлов без ветвления — с их общим числом, были вычислены относительные показатели: $h_1\ \% = h_1 \cdot 100/H$ и $sh_0\ \% = (sh_0 \cdot 100/N_1) \cdot 100$, которые применялись в

ТАБЛИЦА 1

Матрицы корреляций в выборках *Leucanthemum vulgare* из окрестностей г. Вологда

Местообитание (объем выборки)		Матрица корреляций										Максимальный корреляционный путь
		H	h_1	h	sh_0	l_1	w_1	l/w_1	di	fl	N_1	
A	H	1.0										
n = 200)	h_1	−.10	1.0									H—>l_1 (.54)
	h	.47	−.31	1.0								l_1—>w_1 (.60)
	sh_0	−.34	.02	−.02	1.0							l_1—>l/w_1 (.54)
	l_1	.54	.03	.18	−.43	1.0						H—>h (.47)
	w_1	.37	−.02	.32	−.36	.60	1.0					h—>N_1 (−.51)
	l/w_1	.24	.05	−.08	−.12	.54	−.34	1.0				H—>di (.46)
	di	.46	.00	.02	−.35	.43	.24	.23	1.0			di—>fl (.52)
	fl	.45	−.11	.12	−.20	.28	.12	.19	.52	1.0		l_1—>sh_0 (−.43)
	N_1	.37	−.26	−.51	−.26	.24	.02	.23	.33	.29	1.0	h—>h_1 (−.31)
C	H	1.0										
n = 100)	h_1	−.22	1.0									H—>h (.68)
	h	.68	−.41	1.0								H—>di (.65)
	sh_0	−.44	.18	−.38	1.0							di—>fl (.75)
	l_1	.55	−.28	.54	−.33	1.0						H—>l_1 (.55)
	w_1	.43	−.33	.44	−.37	.73	1.0					l_1—>w_1 (.73)
	l/w_1	.19	.06	.14	.04	.36	−.36	1.0				H—>sh_0 (−.44)
	di	.65	.08	.26	−.27	.28	.20	.13	1.0			fl—>N_1 (.42)
	fl	.58	−.12	.24	−.26	.29	.24	.10	.75	1.0		h—>h_1 (−.41)
	N_1	.40	−.28	−.27	−.12	.08	.12	−.04	.38	.42	1.0	w_1—>l/w_1 (−.36)
B	H	1.0										
n = 100)	h_1	−.38	1.0									H—>h (.60)
	h	.60	−.51	1.0								H—>di (.58)
	sh_0	−.22	.18	.05	1.0							di—>fl (.64)
	l_1	.44	−.13	.24	−.18	1.0						fl—>N_1 (.64)
	w_1	.30	.00	.15	−.16	.76	1.0					h—>h_1 (−.51)
	l/w_1	.18	−.22	.15	.00	.26	−.40	1.0				di—>l_1 (.49)
	di	.58	−.18	.13	−.32	.49	.32	.21	1.0			l_1—>w_1 (.76)
	fl	.50	−.30	.01	−.30	.39	.31	.09	.64	1.0		w_1—>l/w_1 (−.40)
	N_1	.57	−.49	−.13	−.40	.25	.13	.16	.52	.64	1.0	N_1—>sh_0 (−.40)

Примечание. Максимальный корреляционный путь описан как последовательность соединения признаков; в скобках указано значение соответствующего коэффициента корреляции.

анализе вместо абсолютных. Для характеристики формы листа использовали отношение l/w_1, разрастание междоузлий побега характеризовали по $h = (H - h_1)/(N_1 - 1)$.

Для каждой выборки была вычислена матрица корреляций, характеризующая связи всех 10 признаков друг с другом (табл. 1). По этим матрицам получены описания максимального корреляционного пути (МКП) (Вельдре, 1964; Выханду, 1964; Шмидт, 1984), т. е. все признаки объединены по максимальным значениям корреляций между ними (табл. 1; рис. 1, *а*). Поскольку алгоритм МКП совпадает с алгоритмом «ближайшего соседа» или «минимального покрывающего дерева» в кластерном анализе, можно использовать распространенные пакеты программ.

В области количественной классификации существует большое разнообразие мер сходства (различия, меры расстояния), причем большинство этих мер основано на том или ином способе измерения «сдвига» («разностные» меры), но не оценивается степень пропорциональности изменений, различия в их направлении. Поэтому было

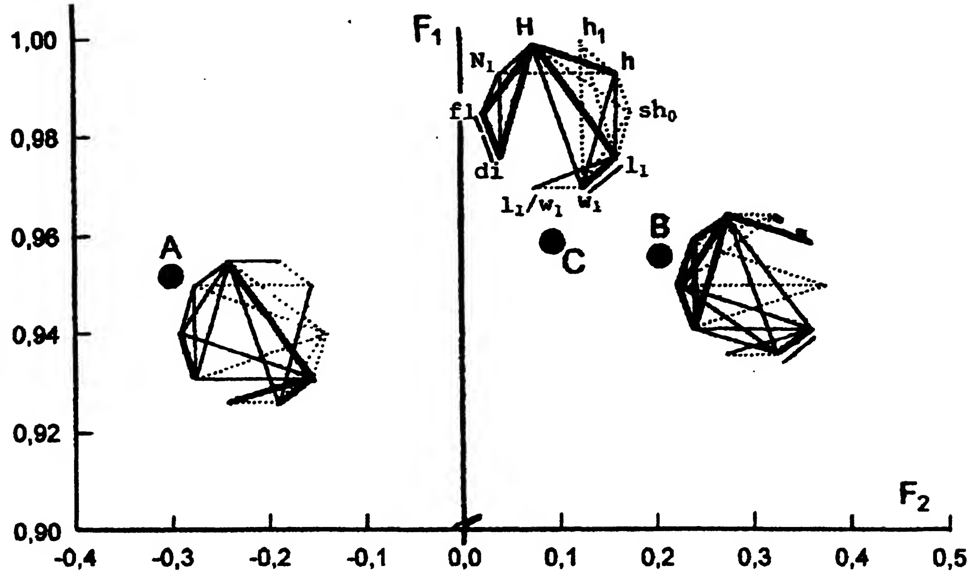


Рис. 2. Сравнение корреляционных матриц (А, В, С) *Leucanthemum vulgare* из разных типов местообитаний.

По оси ординат — фактор сходства матриц F_1, по оси абсцисс — фактор специфичности матриц F_2. Обозначения признаков и корреляций между ними, как на рис. 1.

предложено (Ростова, 1980, 1985) разделять различия корреляционных матриц по **силе связей** (уровню) и их **структуре** (перегруппировке признаков по корреляционным плеядам), т. е. по общему сдвигу и по его пропорциональности (или непропорциональности). Все вычислительные и сервисные процедуры реализованы в пакете программ SEFKO С. Ф. Колодяжного, которая была использована в нашей работе.

Для оценки среднего **уровня связей** используется коэффициент детерминации (квадрат коэффициента корреляции — r^2; Wright, 1920, 1921, 1923), усредненный по всей матрице (R_m^2) или по отдельным признакам (R_{ch}^2). Так, для матрицы А (табл. 1) средний коэффициент детерминации первого признака (Н):

$$R_H^2 = \frac{(-0.10)^2 + (0.47)^2 + (-0.34)^2 + (0.54)^2 + (0.37)^2 + (0.24)^2 + (0.46)^2 + (0.45)^2 + (0.37)^2}{(10-1)} = 0.155.$$

Для всей матрицы аналогичное вычисление:

$$R_m^2 = \{(-0.10)^2 + \ \dots (0.33)^2 + (0.29)^2\}/10\ (10-1)\cdot 0.5 = 0.096.$$

Результаты вычисления средних коэффициентов детерминации для отдельных признаков и по всей матрице приведены в табл. 2. Самая низкая средняя детерминированность для всей матрицы (R_m^2) в первом местообитании (выборка А), где условия для роста побега, как можно судить по средним значениям исследованных признаков (табл. 2), были наиболее благоприятными. В 2 других выборках средняя детерминированность повышена. Следует отметить, что детерминированность отдельных признаков изменяется в разных направлениях. Так, детерминированность высоты побега, ширины листа, диаметра соцветия и числа язычковых цветков (H, w_l, di, fl) повышается в выборках С и В, а удлиненность листа (l/w_l) — снижается; у средней длины междоузлия (h) максимальная детерминированность в выборке С. Это уже является свидетельством «непропорциональности» изменений, т. е. свидетельствует о структурных перестройках системы связей.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика изменчивости *Leucanthemum vulgare* из окрестностей г. Вологда (А, В, С — типы местообитаний)

При- знаки	А (n = 200)			С (n = 100)			В (n = 100)		
	X	*CV*, %	R^2_{ch}	*X*	*CV*, %	R^2_{ch}	*X*	*CV*, %	R^2_{ch}
H	61.8	13.5	0.155	55.9	19.7	0.239	31.6	18.0	0.197
h_1 %	16.6	43.0	0.021	22.6	31.5	0.060	29.2	32.5	0.097
h	3.16	18.2	0.081	3.49	21.6	0.165	2.03	20.5	0.084
sh_0	61.5	26.0	0.074	94.6	13.0	0.085	98.6	7.3	0.054
l_1	62.7	21.7	0.164	56.8	20.3	0.179	33.2	19.8	0.156
w_1	12.9	19.9	0.102	12.3	20.8	0.156	8.66	20.2	0.123
l/w_1	4.89	18.3	0.070	4.68	15.6	0.039	3.88	14.7	0.046
di	16.8	12.3	0.113	13.4	16.0	0.156	11.6	17.4	0.173
fl	27.7	15.0	0.084	21.1	17.9	0.150	18.0	20.3	0.168
N_1	17.5	14.3	0.093	13.6	16.4	0.074	12.2	18.4	0.170
Среднее		20.2	0.097		19.3	0.130		18.9	0.127

Примечание. *X* — среднее арифметическое; *CV*, % — коэффициент вариации; R^2_{ch} — средний коэффициент детерминации.

Показателем сходства матриц **по структуре** является корреляция между *z*-преобразованными матрицами (r_z); *z*-преобразование Р. Фишера вводится для приближения распределения коэффициентов корреляции к нормальному:

$$z = 0.5 \ln \{(1 + r)/(1 - r)\}.$$

Для вычисления корреляций между матрицами каждая из сравниваемых матриц (без диагональных элементов) после *z*-преобразования перестраивается таким образом, что становится вектором. Набор из *m* таких векторов (где *m* — число сравниваемых матриц) образует массив исходных данных. В нем каждая матрица рассматривается как признак, а отдельные коэффициенты этой матрицы — как значения этого признака. Возможность раздельного анализа связей каждого признака достигается тем, что используется полная корреляционная матрица, и при этом формируемый массив состоит из «*k*» частей. В каждой из этих частей собраны столбцы всех сравниваемых матриц, соответствующие связям одного из признаков. Так, по всем 3 матрицам первая часть такого массива (значения z_i для всех r_i первого признака с остальными):

A	C	B
−0.1054	−0.2289	−0.4047
0.5139	0.8366	0.6931
−0.3507	−0.4698	−0.2194
0.6042	0.6227	0.4673
0.3850	0.4624	0.3106
0.2490	0.1903	0.1809
0.5024	0.7718	0.6640
0.4897	0.6594	0.5426
0.3873	0.4213	0.6431

Следующая часть представляет аналогичные значения по всем корреляциям второго признака и т. д.

Если одновременно происходит сравнение структуры связей по многим выборкам (матрицам), то мы получаем «вторичную» матрицу, состоящую из показателей сходства между ними (r_z). В этом случае ординация сравниваемых матриц может быть получена с помощью метода главных компонент (по матрице r_z). При этом чем больше нагрузки соответствующих матриц по первой главной компоненте, тем выше сходство между ними, поэтому первая главная компонента интерпретируется как «фактор общности» (или сходства) матриц и соответствующая ей доля дисперсии (FD_1 %) может быть использована как обобщенный показатель степени сходства всех сравниваемых матриц. Вторая компонента отражает различия между матрицами: высокие нагрузки соответствуют матрицам, наиболее отличающимся от остальных; наиболее сильно различаются матрицы, имеющие по этой компоненте высокие нагрузки с разным знаком. Для нашего примера сходство структуры корреляций по полным матрицам (т. е. коэффициенты корреляции между матрицами): $r_{z(A-C)} = 0.88$, $r_{z(A-B)} = 0.86$ и $r_{z(C-B)} = 0.87$. Соответственно:

Матрица r_z

	A		
C	0.88	B	
B	0.86	0.87	C

Результат анализа главных компонент

	F_1	F_2
A	0.956	−0.205
C	0.959	−0.093
B	0.952	0.299
FD_1 %	91.398	4.669

В данном случае степень сходства всех 3 матриц высокая ($FD_1 = 91$ %); при этом вычисление только r_z показывает примерно одинаковую близость при попарном сравнении, но ординация матриц методом главных компонент (рис. 2) демонстрирует, что сильнее различается структура связей в матрицах по выборкам A и B, а по C — занимает промежуточное положение.

Следующая задача анализа — поиск конкретных различий в сравниваемых матрицах. Решению этой задачи помогает использование традиционных изображений матриц в виде сечений корреляционного цилиндра (Терентьев, 1959, 1960) с некоторой модификацией: связи разной силы изображаются линиями разной толщины, положительные — сплошной, а отрицательные — пунктирной. Такие изображения сделаны для каждой из 3 матриц и размещены соответственно их ординации (рис. 2). Более детальное представление структуры связей, особенно полезное для матриц высокого порядка (для большого числа признаков), дают «дополненные графы», построенные на основе МКП: в этих построениях используются наряду с максимальными также близкие к ним связи, а длина ребер графа при этом примерно пропорциональна величине $d = |1 - r|$ (рис. 1). Например, в матрице A кроме максимальных связей в цепочке fl–di–H (табл. 1) существует близкая к ним связь H–fl, что превращает цепочку в треугольник; аналогично — для признаков H, h, N_l (рис. 1, *а* и 1, *б*). Применение алгоритма, предложенного J. Alroy (1995), может облегчить такие построения. Дополненный граф дает более полное представление о системе связей, поскольку в отличие от максимального корреляционного пути (как в любых построениях, основанных на использовании принципа «single-linkage» — единственной связи) здесь взаимное расположение признаков носит менее случайный характер. Например, для матрицы A на дополненном графе кроме выделения 3 плеяд (H–l_1–w_1–l/w_1; fl–di; h–N_l) хорошо представлены межплеядные связи, признак sh_0 соединен не только с l_1 и т. д.

Различия между корреляционными матрицами или их группами необходимо сопоставлять с результатами анализа изменений средних значений исследуемых признаков, особенностей их изменчивости. Для характеристики особенностей изменчивости в разных выборках, а также у разных признаков оказалось информативным сопоставление относительной изменчивости (коэффициент вариации *CV* %) и ее согласованности (детерминированности R^2_{ch}).

В выборке A корреляции между исследованными признаками (как уже было отмечено выше) сравнительно слабые. Наиболее взаимосвязаны размеры побега и

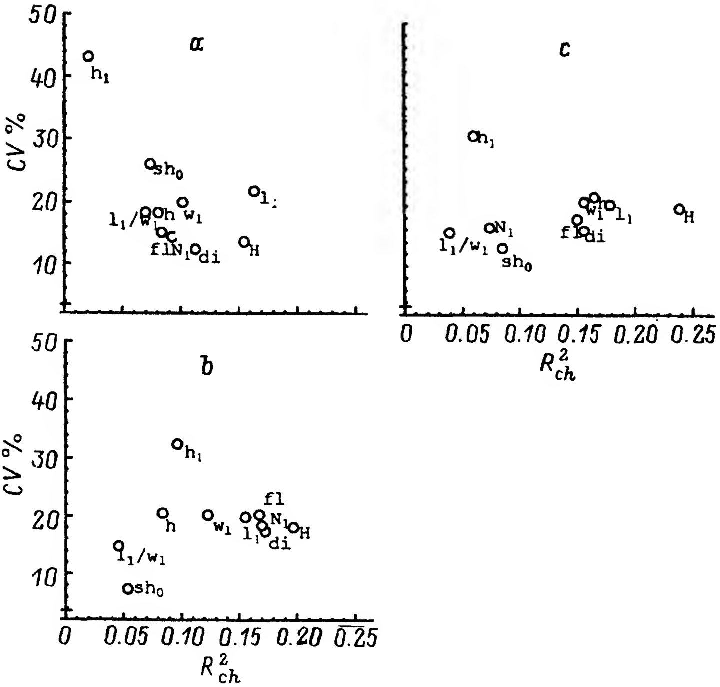


Рис. 3. Относительная изменчивость и ее согласованность в выборках А, С, В *Leucanthemum vulgare*.

По осям ординат — коэффициент вариации *CV* %; по осям абсцисс — средний коэффициент детерминации, R^2_{ch}. Обозначения признаков, как на рис. 1.

листьев; разрастание отдельных метамеров и их число связаны компенсаторной связью (чем их больше, тем меньше средняя длина). Следует отметить, что относительное число узлов без боковых ветвей (sh_0) отрицательно коррелирует с признаками первой и третьей плеяд (т. е. интенсивность ветвления тем больше, чем крупнее побег и соцветие), а относительная длина верхнего междоузлия (h_1) тем больше, чем слабее выражено разрастание основной части побега. На графе связей (рис. 1, *б*) центральное положение занимает размер побега (H): именно этот признак вместе с длиной листа (l_1) выделяется и наиболее высокой детерминированностью.

Анализ соотношения относительного варьирования и детерминированности исследованных признаков (табл. 2; рис. 3, *а*) показывает, что индикаторами изменчивости побега являются длина листовой пластинки и высота побега. Среди остальных признаков выделяется h_1 — сильно изменчивый признак, чье варьирование слабо детерминировано. Длина последнего перед соцветием междоузлия определяется, с одной стороны, общей интенсивностью разрастания побега в длину, с другой — сроком перехода из вегетативной фазы в генеративную. На некоторых побегах последний (верхний) лист резко отличается по размеру от предыдущего, и в этих случаях соответствующее междоузлие тоже значительно короче, т. е. разрастание последнего метамера как бы не вполне завершено из-за переключения на формирование соцветия. Момент этого «переключения», вероятно, определяется более или менее случайными причинами.

Различия в условиях местообитаний сказываются в первую очередь на размере побега и интенсивности его ветвления (70 и 64 % дисперсии соответственно — по результатам однофакторного дисперсионного анализа). Затененность (выборка С) слабо сказывается на общих размерах побега, однако это достигается за счет большего разрастания отдельных метамеров при уменьшении их числа: резко снижается число растений с боковыми побегами (17 вместо 91 %). Интенсивное разрастание побега в несколько менее благоприятных условиях сопровождается значительным повышением согласованности в изменчивости как всего побега, так и его частей: большинство признаков объединяются в одну плеяду; сильно коррелируют между собой характеристики листьев и соцветий (рис. 1, *в*).

В выборке С наряду с H, l_l в группу изменчивых и сильно детерминированных признаков попадают также h, w_l, fl, l, в то время как N_1, sh_0 и особенно l/w_1 отличаются пониженной изменчивостью и детерминированностью (рис. 3, *б*). Следует отметить, что в ряду от H до l/w_1 ясно прослеживается тенденция параллельного снижения изменчивости и детерминированности. Особенности изменчивости h_1 сохраняются такими же, как в выборке А, хотя размах относительного варьирования этого признака несколько сокращается.

Наконец, на суходольном лугу (выборка В) общее угнетение роста выражается в наиболее значительном уменьшении и всего побега, и его частей. В меньшей степени изменение условий сказывается на форме листьев (уменьшение удлиненности) и относительном размере верхнего междоузлия (26 и 30 % дисперсии соответственно). Размах варьирования размера побега и признаков соцветия увеличивается, а относительной длины верхнего междоузлия и уровня ветвления — снижается. В матрице этой выборки (рис. 1, *г*) основную плеяду составляют признаки побега (h–N_1–H–fl––di); корреляции с размерами листьев значительно слабее (отдельная плеяда l_l–w_l). Здесь длина всего побега определяется преимущественно числом метамеров (т. е. и числом листьев) и в несколько меньшей степени — их разрастанием. У признаков-«сателлитов» (h_1, sh_0, l/w_l) изменяется зависимость от основных индикаторов плеяд: относительная длина верхнего междоузлия становится более зависимой, а интенсивность ветвления и форма пластинки листа — менее зависимыми от изменчивости по интенсивности роста.

Изменения группировки признаков по общей и согласованной (т. е. коррелированной) изменчивости в выборке В выражаются в некотором повышении детерминированности h_1, более четком выделении самых стабильных и независимых признаков l/w_l, sh_0 и перемещении N_l, h (рис. 3, *в*). В условиях общего угнетения роста побега повышается зависимость его характеристик от числа метамеров (N_l) и снижается — от разрастания метамеров основной части побега (h).

Таким образом, особенности структуры взаимосвязей, которые мы отметили, анализируя корреляционные матрицы, выражены также обобщенными характеристиками изменчивости и детерминированности отдельных признаков и согласуются с изменениями средних значений признаков в разных местообитаниях. Изменение условий роста влияет не только на размеры побега и другие его признаки, но также на размах и согласованность их варьирования. Угнетение роста сопровождается повышением детерминированности большинства признаков и, наоборот, стабилизированности и независимости таких показателей, как, например, форма пластинки листа.

Если рассмотреть отдельные коэффициенты корреляции в разных матрицах, обнаруживается, что нет определенной зависимости размаха их варьирования ни от силы соответствующей связи, ни от особенностей определенного признака (рис. 4). Среди сильно изменчивых мы находим и внутриплеядные (l_l–w_l, fl–di), и межплеядные (l_l–h) связи. Однако мы уже отметили, что в условиях разных местообитаний изменяется (причем по-разному) характер варьирования отдельных признаков. Показателем степени скоррелированности (согласованности) варьирования признака является средний коэффициент детерминации, а степени сходства структуры связей (их стабильности) — доля дисперсии, входящая в фактор сходства (FD_1 %; рис. 5, *а*). Очевидно, что у признаков, составляющих «ядра» корреляционных плеяд и соответственно наиболее детерминированных, структура связей практически почти не изменяется ($FD_1 >= 90$ %); несколько сильнее изменения структуры связей таких признаков, как l_l, h. Наиболее изменчива структура связей у слабодетерминированных l/w_l, h_1, sh_0: в разных условиях они присоединяются к той или иной плеяде. Сопоставление изменчивости силы (среднее квадратичное коэффициента детермина-

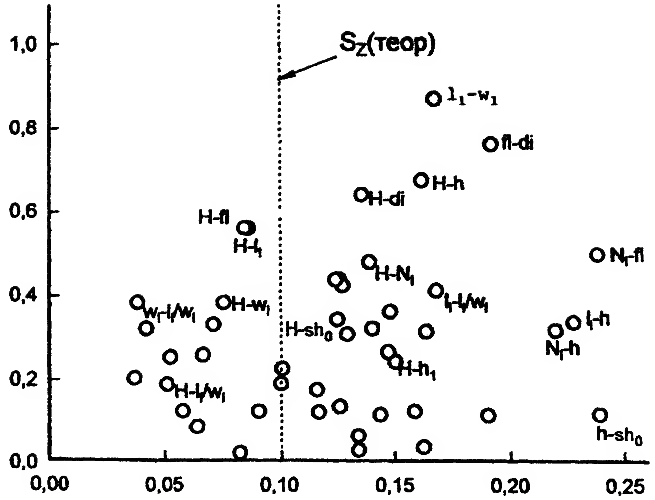


Рис. 4. Изменчивость отдельных коэффициентов корреляции.

По оси ординат — среднее арифметическое z-преобразованного коэффициента корреляции Z; по оси абсцисс — его среднее квадратичное отклонение S_z. Пунктиром показано теоретическое значение S_z для n = 100.

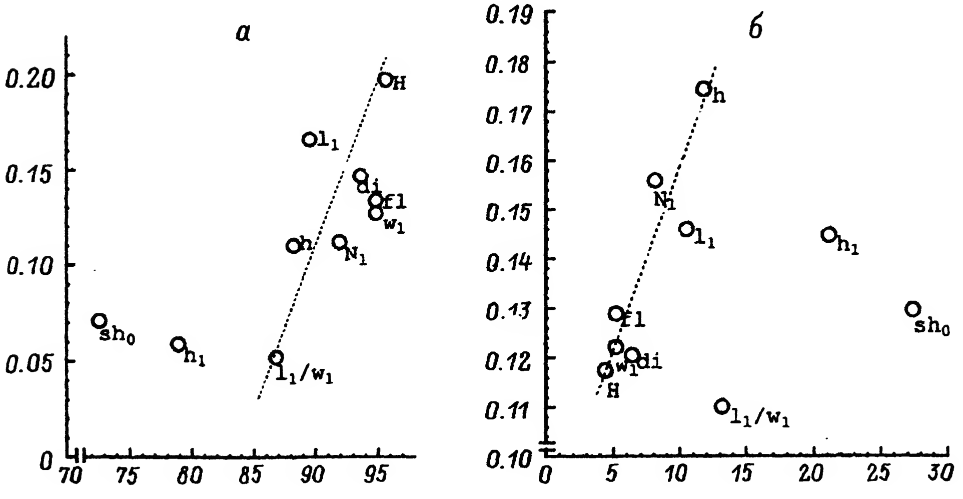


Рис. 5. Изменчивость связей признаков побега *Leucanthemum vulgare*.

а — сила связей и стабильность их структуры: по оси ординат — средняя детерминированность R^2_{ch}; по оси абсцисс — дисперсия фактора общности сходства матриц FD_1 %. *б* — изменчивость уровня и структуры связей: по оси ординат — среднее квадратичное отклонение среднего коэффициента детерминации $S_{R^2_{ch}}$; по оси абсцисс — изменчивость структуры связей (100–FD_1 %).

ции признака — $S_{R^2_{ch}}$) и структуры (1 – FD_1 %) связей (рис. 5, *б*) показывает, что в первой группе параллельно возрастает и тот, и другой показатели: наиболее изменчивы корреляции h, а относительно стабильны H. Выделяются из общей группы опять-таки h_1, sh_0 — признаки, изменчивость которых в большей степени определяется экзогенными факторами, причем преимущественно носящими случайный характер.

Обсуждение

Как уже было упомянуто, в работах зарубежных исследователей оценку различий между корреляционными (ковариационными) матрицами обычно осуществляют с помощью теста Мантеля. При этом вычисляется величина (Sokal, Rohlf, 1995)

$$Z_m = \sum_{i=1}^{k-1} \sum_{j=i+1}^{k} X_{ij} \cdot Y_{ij},$$

где X_{ij}, Y_{ij} — значения во всех соответствующих ячейках сравниваемых матриц; значение Z_m может быть получено для непреобразованных или для нормированных матриц. Полученное значение сравнивается с распределением величин, вычисленных для тех же матриц, в одной из которых случайным образом производятся перестановки строк и столбцов (из известных пакетов статистических программ этот метод представлен в NTSYS; Rohlf, 1989). Для 3 матриц, приведенных здесь в качестве примера, во всех сопоставлениях вероятность случайности различий $P_0 < 0.0005$. Однако ни оценка вероятности, ни сами значения Z_m не могут служить мерой различия, а применение этой процедуры не для попарного сравнения, а для оценки степени различия (сходства) множества матриц не предусмотрено.

Расширяющееся применение компьютерной техники привело к тому, что все чаще исследователи переходят к использованию различных методов многомерного анализа, в частности факторного и компонентного. Получаемыми при этом различиями в результатах на разных выборках (объектах) или пренебрегают, или объясняют их несовершенством процедуры ротации. К сожалению, различия в факторной структуре интерпретируются труднее, чем по исходным матрицам (именно поэтому предлагаемый нами подход базируется на последних). Тем не менее попытаемся сравнить результаты анализа главных компонент (табл. 3). Поскольку связи признаков, образующих основные корреляционные плеяды, сравнительно менее изменчивы, очень сходно и соотношение нагрузок этих признаков по первой главной компоненте (F_1): во всех 3 случаях она может интерпретироваться как фактор общих размеров побега. Однако в разных выборках различается доля дисперсии, включенная в эту компоненту, что отражает изменение средней детерминированности в исходных матрицах. Наиболее изменчива структура связей слабо детерминированных признаков: h_1, sh_0 (в меньшей степени — l/w_1 и h), опять-таки именно у этих признаков сильнее

ТАБЛИЦА 3

Факторная структура изменчивости *Leucanthemum vulgare* в разных типах местообитаний (г. Вологда)

Признаки	A		C		B	
	F_1	F_2	F_1	F_2	F_1	F_2
H	0.808	0.176	0.891	−0.138	0.814	0.198
h_1, %	−0.144	−0.159	−0.402	−0.368	−0.525	−0.562
h	0.247	0.834	0.690	0.478	0.370	0.449
sh_0	−0.594	0.004	−0.571	−0.145	−0.439	0.140
l_1	0.810	0.042	0.748	0.330	0.685	−0.343
w_1	0.527	0.577	0.664	0.453	0.501	−0.726
l/w_1	0.389	−0.520	0.137	−0.190	0.234	0.631
di	0.713	−0.177	0.670	−0.580	0.784	−0.106
fl	0.616	−0.127	0.678	−0.530	0.763	−0.123
N_1	0.471	−0.636	0.364	−0.583	0.730	0.093
FD %	32.821	18.092	38.181	17.112	37.728	16.544

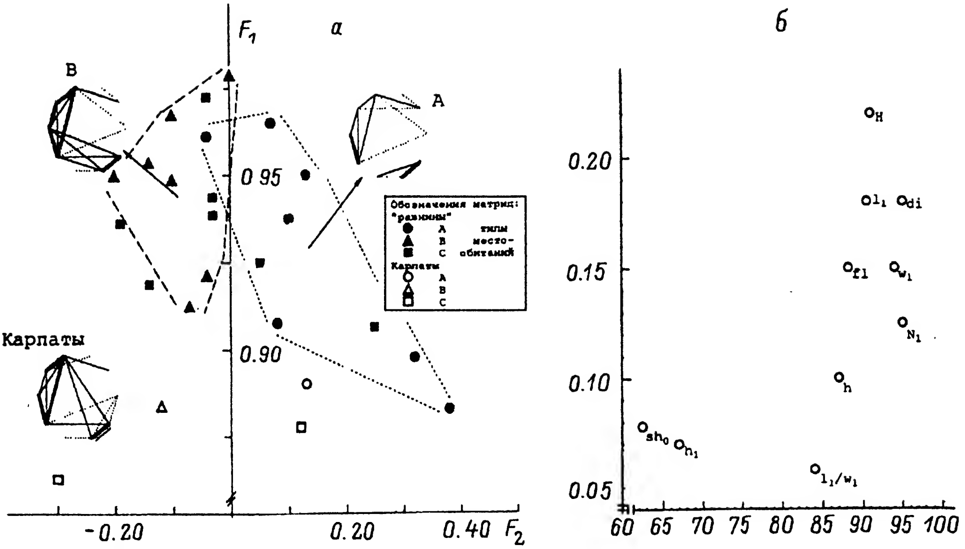


Рис. 6. Изменчивость структуры корреляций в выборках *Leucanthemum vulgare* из разных географических точек.

а — сравнение матриц по структуре связей. Обозначения, как на рис. 1. Сечения корреляционного цилиндра показаны для средних матриц. *б* — детерминированность признаков и стабильность структуры их связей. Обозначения, как на рис. 5, *а*.

варьирует их вклад в F_1. В первой выборке F_2 может интерпретироваться как фактор разрастания метамеров (и пластинки листа в ширину). В затененном местообитании (С) усиливается зависимость общих размеров побега от интенсивности разрастания отдельных метамеров (больше вклад h в F_1) и соответственно снижается нагрузка этого признака в F_2. Однако и в этом случае выявляется взаимосвязь разрастания метамера в длину и пластинки листа (h, l_l, w_l), но здесь сильнее выражены компенсаторные отношения между этими признаками и характеристиками соцветия, числом метамеров (fl, di, N_l). Наконец, в условиях, наиболее неблагоприятных для роста побега (местообитание В), структура F_2 отражает аналогичные отношения между размерами верхнего междоузлия и листьев, с одной стороны, и основных метамеров побега — с другой. Здесь изменчивость числа метамеров включена преимущественно в первую главную компоненту. Таким образом, выявленные по сравнительному анализу корреляционных матриц различия находят отражение и в результатах компонентного анализа.

Подтверждением правомерности использования предложенного эвристического подхода к сравнительному анализу корреляционных матриц служат результаты его применения для матриц по 25 выборкам *L. vulgare* из 8 географических точек (рис. 6). В данном случае из обширного материала (Ростова, 1970, 1971) были отобраны сборы из пунктов, где были представлены все 3 типа местообитаний и объем выборок составлял 50—200 побегов (окрестности городов Санкт-Петербурга, Владимира, Вологды, Казани, Кирова, Архангельска, Иркутска, а также Карпаты (4 выборки: с. Шепот — 2, перевал Шурдын, с. Ворохта).

При сравнении самих выборок с «равнинной» части ареала не обнаружено какой-либо географически обусловленной последовательности в их изменениях. В выборках *L. vulgare* с Карпат при сходных общих размерах у растений в среднем больше листьев на побеге (особенно в затененных местообитаниях), пластинка листа шире.

Наибольшие различия по общей интенсивности роста (размеры побегов и их частей) проявляются между выборками из разных типов местообитаний независимо от географической точки сбора: самые крупные сильнее ветвящиеся побеги с

ТАБЛИЦА 4

Изменчивость и детерминированность признаков *L. vulgare* в разных типах местообитаний (среднее из 7 пунктов) и в посеве

Признаки	B		C		A		Посев	
	CV, %	R^2_{ch}	*CV*, %	R^2_{ch}	*CV*, %	R^2_{ch}	*CV*, %	R^2_{ch}
H	19.9	0.220	18.0	0.187	17.5	0.185	11.9	0.054
N_1	17.9	0.134	18.2	0.122	19.7	0.156	15.5	0.094
h_1 %	40.7	0.058	44.7	0.058	49.1	0.060	55.3	0.026
h	21.3	0.101	21.0	0.103	20.8	0.092	15.8	0.070
l_1	19.8	0.169	20.0	0.145	21.5	0.179	27.2	0.088
w_1	21.4	0.131	22.9	0.127	22.6	0.142	29.0	0.084
l/w_1	16.7	0.055	17.1	0.052	17.8	0.061	21.6	0.020
sh_0	15.7	0.062	26.2	0.070	31.2	0.117	50.1	0.006
fl	19.1	0.155	17.7	0.123	18.3	0.141	17.7	0.093
di	18.0	0.186	14.8	0.136	14.0	0.158	12.0	0.084

большими листьями и соцветием, относительно более коротким верхним междоузлием были у растений из местообитаний А, противоположное положение занимают растения из В, промежуточное — из С.

Сопоставление изменчивости и детерминированности исследованных признаков в выборках из разных пунктов и типов местообитаний (табл. 4), как и сравнение соответствующих корреляционных матриц (рис. 6), также показало преобладающее влияние локальных экологических факторов на эти характеристики (между выборками из разных географических пунктов, но однотипных местообитаний различия меньше, чем между контрастными местообитаниями из одной точки).

В ряду В → С → А наблюдается последовательное увеличение размаха варьирования относительной длины верхнего междоузлия и уровня ветвления (у второго признака повышается и детерминированность), а варьирование и детерминированность высоты побега, диаметра соцветия и числа язычковых цветков, наоборот, уменьшаются. Сопоставление с результатами, полученными при выращивании растений из семян естественной популяции на делянках Биологического НИИ СПбГУ в Старом Петергофе,[1] подтверждает наличие направленных изменений от наиболее неблагоприятных (В) к оптимальным (в посеве) условиям.

Сравнение структуры связей методом главных компонент (по матрице r_z) показало высокую степень сходства матриц (86 %; рис. 6). В группировке матриц не обнаруживается соответствия пунктам сбора (кроме несколько большего отличия матриц по выборкам с Карпат), наиболее отличаются друг от друга матрицы из местообитаний А и В. Конкретные различия между группами матриц можно рассмотреть по вычисленным для каждой из них средним матрицам.

Различия средних матриц корреляции «равнинных» и карпатских выборок также выражаются главным образом в уровне связей. В этом случае самое значительное повышение средней детерминированности характерно для ширины листа, относительного уровня ветвления, а также числа язычковых цветков, листьев на побеге и длины верхнего междоузлия. Интересно отметить, что увеличение среднего числа листьев и ширины листовой пластинки сопровождается повышением силы связей этих признаков с остальными. Возможно, это объясняется тем, что пункты сбора в Карпатах относятся к лесному поясу и соответственно даже относительно открытые местообитания частично затенены, что повышает значение величины фотосинтезирующей поверхности.

Значительные различия отмечены между матрицами популяций и матрицами, вычисленными по признакам растений *L. vulgare* 1-го года жизни в посеве. Основная причина различий — значительное сокращение варьирования большинства признаков и снижение уровня всех связей в экспериментальных условиях. По-видимому, благоприятные условия роста и развития растений, практически полное отсутствие конкурентных (внутри- и межвидовых) отношений являются причиной ослабления зависимостей между исследованными признаками. Сильнее это сказывается на корреляциях размеров побега и листьев.

---

[1] Подробно результаты исследования изменчивости видов рода *Leucanthemum* в условиях посева будут изложены в следующем сообщении.

Оценка различий по структуре связей отдельных признаков показывает, что наиболее изменчивы связи признаков с низкой детерминированностью (рис. 6, *б*). Изменения структуры связей, наблюдавшиеся у признака «относительная длина верхнего междоузлия», в основном заключаются в том, что он сильнее коррелирует с числом листьев на побеге или с разрастанием основной части побега, т. е. с длиной среднего междоузлия. Интенсивность ветвления в свою очередь сильнее коррелирует с размерами побега и его частей или с размерами листьев.

Использование предложенных приемов анализа для сравнения матриц корреляции в индивидуальной и генотипической изменчивости некоторых культурных растений (Ростова и др., 1985; Ростова, 1986; Ростова, Коваль, 1986; Ростова, Седловский, 1986, 1991; Ростова, Брач, 1989; Ростова и др., 1991), а также в природных популяциях (Дибиров, Ростова, 1985; Ростова, Гусарова, 1989; Колосова, Ростова, 1990; Ростова, 1991) позволило обнаружить определенную направленность изменений под влиянием внешних воздействий или при сравнении генотипически различающихся форм (Ростова, 1990а, б, 1991). Аналогичные результаты получены при анализе изменчивости не только морфологических, но и анатомических признаков (Ростова, Крылова, 1987), биохимических характеристик плодов (Самородова-Бианки, Ростова, 1988). Следует отметить, что анализ изменчивости отдельных коэффициентов во всех случаях не привел к выявлению каких-либо определенных закономерностей в отличие от сравнения полных матриц или их частей, что свидетельствует о системности происходящих перестроек.

Интересно отметить, что, используя совершенно иной подход и приемы анализа при исследовании кардиологических и иммунологических данных, а также наркологической зависимости, В. В. Шакин (1991) (см. также: Модели..., 1989; Svirezhev, Shakin, 1989) тоже обнаружил повышение согласованности между параметрами биосистем, повышение «жесткости» этих систем с приближением к зоне экстремальных условий. В медицинских (Баевский, 1979; Лебедев, Понякина, 1988) и экологических (Горбань, Петушкова, 1987) исследованиях также упоминаются аналогичные изменения. О возможном влиянии условий среды и возраста ценоза на внутриценотические связи некоторых видов свидетельствуют результаты исследований В. Н. Борисовой с соавт. (1985) и Н. А. Кузнецовой (Kuznetzova, 1987). Можно предположить, что такого рода изменения отношений между элементами систем свойственны достаточно широкому кругу объектов.

Некоторые проблемы сравнительного анализа системы корреляций, связанные с уровнем организации (индивидуальная и внутрипобеговая изменчивость; индивидуальная и межпопуляционная изменчивость), с различиями близких видов рода *Leucanthemum* L. и исследованием в условиях посева, будут обсуждены в следующем сообщении.

Выводы

Сравнительный анализ изменчивости морфологических признаков побега у *Leucanthemum vulgare* обнаружил влияние условий среды как на размах общего варьирования, так и на его согласованность (детерминированность). В более благоприятных условиях снижается и изменчивость, и сила связей между исследованными признаками.

Структура связей в индивидуальной изменчивости также определяется условиями роста и развития растений: у *L. vulgare* наиболее различались по структуре матрицы выборок из разных типов местообитаний; в то же время не обнаружено определенной географической зависимости при сравнении как самих выборок, так и соответствующих матриц корреляции.

Корреляции сильно детерминированных признаков более стабильны по структуре; связи относительно независимых признаков изменчивы как по силе, так и по структуре. Анализ изменчивости отдельных коэффициентов корреляции не выявляет никаких определенных закономерностей или специфики связей определенных признаков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев В. Л. Классификационные построения в экологии и систематике. М., 1980. 142 с.

Андреев В. Л., Решетников Ю. С. Анализ фенетической изменчивости географически отдаленных популяций одного вида // Математические методы в экологии и географии. Владивосток, 1978. С. 98—110.

Баевский Р. М. Прогнозирование состояния на грани нормы и патологии. М., 1979. 295 с.

Борисова В. Н., Здоровец Л. М., Садовников Ю. С. Гифомицеты лесной подстилки и индикация состояний лесных систем // Микология и фитопатология. 1985. Т. 19. № 2. С. 93—104.

Вельдре С. Р. О корреляционной структуре внешних морфологических признаков ушастой круглоголовки *Phrynocephalus mystaceus* (Pallas, 1776) // Применение математических методов в биологии. Л., 1964. С. 75—85.

Выханду Л. К. Об исследовании многопризнаковых биологических систем // Там же. 1964. С. 19—22.

Горбань А. Н., Петушкова Е. В. Корреляционная адаптометрия как метод сравнительного изучения адаптирующихся популяций // Математическое моделирование в проблемах рационального природопользования. Ростов-н/Д., 1987. С. 240—241.

Дибиров М. Д., Ростова Н. С. Структура внутрикроновых корреляций между некоторыми морфологическими признаками побегов березы Радде (*Betula raddeana* Trautv.) и ее изменчивость // Исследование биологических систем математическими методами. Л., 1985. С. 75—85. (Тр. БиНИИ ЛГУ. Вып. 37).

Кендалл М. Дж., Стьюарт А. Многомерный статистический анализ и временны́е ряды. М., 1976. 736 с.

Колосова Л. Д., Ростова Н. С. Экологическая и таксономическая изменчивость систем корреляций на примере вероник // Генетика хозяйственно ценных признаков высших растений. Новосибирск, 1990. С. 53—87.

Лебедев К. А., Понякина И. Д. Общий синдром иммунологической недостаточности // Итоги науки и техники. Иммунология. М., 1988. Т. 22. 224 с.

Модели в экологии и медицине. Физиологические системы человека в экстремальных условиях / Под ред. Ю. М. Свирежева, В. В. Шакина. М., 1989. 155 с.

Ростова Н. С. Влияние географических и экологических факторов на популяции нивяника обыкновенного // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1970. № 9. С. 167—177.

Ростова Н. С. Влияние географических и экологических факторов на популяции нивяника обыкновенного. II. Особенности пигментации // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1971. № 15. С. 137—145.

Ростова Н. С. Корреляционный анализ (корреляционные плеяды; метод главных компонент) и проблема системности биологических объектов // Докл. МОИП за II полугодие 1978 года. М., 1980. С. 79—82.

Ростова Н. С. Сравнительный анализ корреляционных структур // Исследование биологических систем математическими методами. Л., 1985. С. 37—54. (Тр. БиНИИ ЛГУ. Вып. 37).

Ростова Н. С. Изменчивость корреляций у культурного подсолнечника. 1. Декоративная форма // Вестн. ЛГУ. 1986. Сер. биол. Вып. 2. № 4. С. 44—57.

Ростова Н. С. Система внутрипопуляционных корреляций и ее изменчивость // Проблемы устойчивости биологических систем: Тез. докл. Всесоюз. шк. Севастополь, 1990а. С. 63—66.

Ростова Н. С. Корреляции морфологических признаков и их изменчивость // Материалы II Всесоюз. совещ. по экологической анатомии растений. Владивосток, 1990б. С. 142—144.

Ростова Н. С. Корреляционный анализ в популяционных исследованиях // Экология популяций. М., 1991. С. 69—86.

Ростова Н. С., Анащенко А. В., Гаврилова В. А. и др. Эколого-географическая изменчивость признаков у сортов рапса и сурепицы // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1991. Т. 144. С. 112—128.

Ростова Н. С., Анащенко А. В., Рожкова В. А. Сравнительный анализ корреляции признаков продуктивности у гибридов подсолнечника // С.-х. биология. 1985. № 12. С. 64—72.

Ростова Н. С., Брач Н. Б. Генотипические и экологические корреляции некоторых признаков льна-долгунца // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1989. Т. 125. С. 56—64.

Ростова Н. С., Гусарова Г. Л. Морфологические особенности листьев очанки гребенчатой на участках с разным уровнем радиации // Тез. 1-го Всесоюз. радиобиологического съезда. М., 1989. Т. 5. С. 1210—1211.

Ростова Н. С., Коваль С. Ф. Структура корреляций элементов продуктивности у низкорослых изогенных линий Новосибирской 67 // С.-х. биология. 1986. № 8. С. 61—67.

Ростова Н. С., Крылова Е. Г. Строение листа однолетнего подсолнечника, его изменчивость и детерминированность // Тр. ВИР. 1987. Т. 113. С. 34—41.

Ростова Н. С., Седловский А. И. Взаимосвязи элементов продуктивности у разных сортов риса в зависимости от условий выращивания // С.-х. биология. 1986. № 7. С. 13—20.

Ростова Н. С., Седловский А. И. Изменчивость взаимосвязей компонентов продуктивности разных сортов риса после обработки мутагенами // С.-х. биология. 1991. № 3. С. 100—107.

Самородова-Бианки Г. Б., Ростова Н. С. Использование многомерного анализа для выявления взаимосвязей сортов яблони домашней по химическому составу плодов // Бюл. ВИР. 1988. Вып. 180. С. 57—63.

Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1959. № 9. С. 137—141.

Терентьев П. В. Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд // Применение математических методов в биологии. Л., 1960. С. 27—36.

Шакин В. В. Биосистемы в экстремальных условиях // Журн. общ. биол. 1991. Т. 52. № 6. С. 784—792.

Шмидт В. М. Опыт анализа дивергенции корреляционных структур систематических категорий // Применение математических методов в биологии. Л., 1964. С. 61—69.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 287 с.

Alroy J. Continuous track analysis: a new phylogenetic and biogeographic method // Syst. Biology. 1995. Vol. 44. N 2. P. 152—178.

Arnold S. J. Behavioral variation in natural populations. I. Phenotypic and environmental correlations between chemoreceptive responses to prey in the garter snake, Thamnophis elegans // Evolution. 1981. Vol. 35. N 3. P. 489—509.

Cheverud J. M. Phenotypic, genetic, and environmental morphological integration in the cranium // Evolution. 1982. Vol. 36. N 3. P. 499—516.

Cheverud J. M. A comparison of genetic and phenotypic correlations // Evolution. 1988. Vol. 42. N 5. P. 958—968.

Cowley D. E., Atchley W. R. Comparison of quantitative genetic parameters // Evolution. 1992. Vol. 46. N 6. P. 1965—1967.

Jernigan R. W., Culver D. C., Fong D. W. The dual role of selection and evolutionary history as reflected in genetic correlations // Evolution. 1994. Vol. 48. N 3. P. 587—596.

Kohn L. A. P., Atchley W. R. How similar are genetic correlation structures? Data from mice and rats // Evolution. 1988. Vol. 42. N 3. P. 467—481.

Kuznetzova N. A. Correlation pleiads of collembola in coniferous forests // Soil fauna and soil fertility. Moscow, 1987. P. 680—683.

Leamy L. Genetic and environmental correlations of morphometric traits in randombred house mice // Evolution. 1977. Vol. 31. P. 357—369.

Leamy L., Cheverud J. M. Quantitative genetics and the evolution of ontogeny. II. Genetic and environmental correlation among age-specific characters in randombred house mice // Growth. 1984. Vol. 48. N 3. P. 339—353.

Lofsvold D. Quantitative genetics of morphological differentiation in Peromyscus. I. Tests of the homogeneity of genetic covariance structure among species and subspecies // Evolution. 1986. Vol. 40. N 3. P. 559—573.

Mantel N. The detection of disease clustering and a generalized regression approach // Cancer Res. 1967. Vol. 27. P. 209—220.

Olsen E. C., Miller R. L. Morphological integration. Chicago, 1958. 318 p.

Rohlf F. J. NTSYS-pc (Numerical taxonomy and multivariate analysis system). New York, 1989. 200 p.

Roff D. A. The estimation of genetic correlations from phenotypic correlations: a test of Cheverud's conjecture // Heredity. 1995. Vol. 74. N 3. P. 481—490.

Roff D. A. The evolution of genetic correlations: an analysis of patterns // Evolution. 1996. Vol. 50. N 4. P. 1392—1403.

Shaw R. G. The comparison of quantitative genetic parameters between populations // Evolution. 1991. Vol. 45. N 1. P. 143—151.

Shaw R. G. Comparison of quantitative genetic parameters. Reply to Cowley and Atchley // Evolution. 1992. Vol. 46. N 6. P. 1967—1969.

Smouse P., *Long J.*, *Sokal R.* Multiple regressions and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence // Syst. Zool. 1986. Vol. 35. P. 627—632.

Sokal R., *Rohlf J.* Biometry. New York, 1995 (III ed.). 888 p.

Svirezhev Yu. M., *Shakin V. V.* Mathematical modelling of the human physiological systems under extreme conditions // 8th Man in Space Symposium, Int. Acad. of Astronautics. Tashkent, 1989. P. IAA—T—134.

Willis J. H., *Coyne J. A.*, *Kirkpatrick M.* Can one predict the evolution of quantitative characters without genetics? // Evolution. 1991. Vol. 45. N 1. P. 441—444.

Wishart J. The generalized product moment distribution in samples from a normal multivariate population // Biometrika. 1928. Vol. 20A. N 32. P. 424.

Wishart J. The correlation between product moments of any order in samples from a normal population // Proc. Roy. Soc. Edinb. 1948. Vol. 49. P. 78.

Wright S. The relative importance of heredity and environment in determining the piebald pattern of guinea pigs // Proc. Nat. Acad. Sci. 1920. N 6. P. 22—39.

Wright S. Correlation and causation // J. Agric. Res. 1921. N 20. P. 42—51.

Wright S. The theory path coefficients // Genetics. 1923. N 8. P. 72—88.

Санкт-Петербургский государственный университет
E-mail: NRostova@bot.usr.pu.ru

Получено 13 I 1997

SUMMARY

The application of correlation analysis in biological research demonstrated the necessity to develop methods of quantitative evaluation of differences between correlation matrices. Some suggestions made in literature (Шмидт, 1964; Андреев, 1980; Cheverud, 1988; Shaw, 1991, 1992; Cowley, Atchley, 1992, and others) are discussed. The heuristic approach to this problem have been proposed. This approach is based on the multidimensional analysis and the separate evaluation of differences in the integration level and in the structure (the patterns) of the correlation matrices (Ростова, 1980, 1985). The application of proposed heuristic approach is illustrated using comparative analysis of correlation matrices in individual variability of ten shoot characters in 3 and 25 samples of *Leucanthemum vulgare* Lam. The differences is the means, the limits of variation, the integration level and the correlation structure of the matrices for *L. vulgare* are determined by ecotopic but not by geographical differences.

УДК 581.55 : 582.632.1 (571.651)

© Н. А. Секретарева

СООБЩЕСТВА *ALNUS FRUTICOSA* (*BETULACEAE*) НА ЮГО-ВОСТОКЕ ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА

N. A. SEKRETAREVA. *ALNUS FRUTICOSA* (*BETULACEAE*) SHRUB COMMUNITIES IN THE SOUTH-EAST OF THE CHUKCHI PENINSULA

Сообщества *Alnus fruticosa* на юго-востоке Чукотского п-ова встречаются в подзоне северных гипоарктических тундр в так называемых «островках» растительности южно-тундрового типа в значительном удалении от своего основного ареала. Особенно мощные заросли ольховника здесь обнаружены в нижнем и среднем течении р. Гетлянен и в бухте Пенкигней с прилегающими к ней горными долинами рек. Дана характеристика 5 ассоциаций сообществ ольховника, выделенных по флористическим критериям.

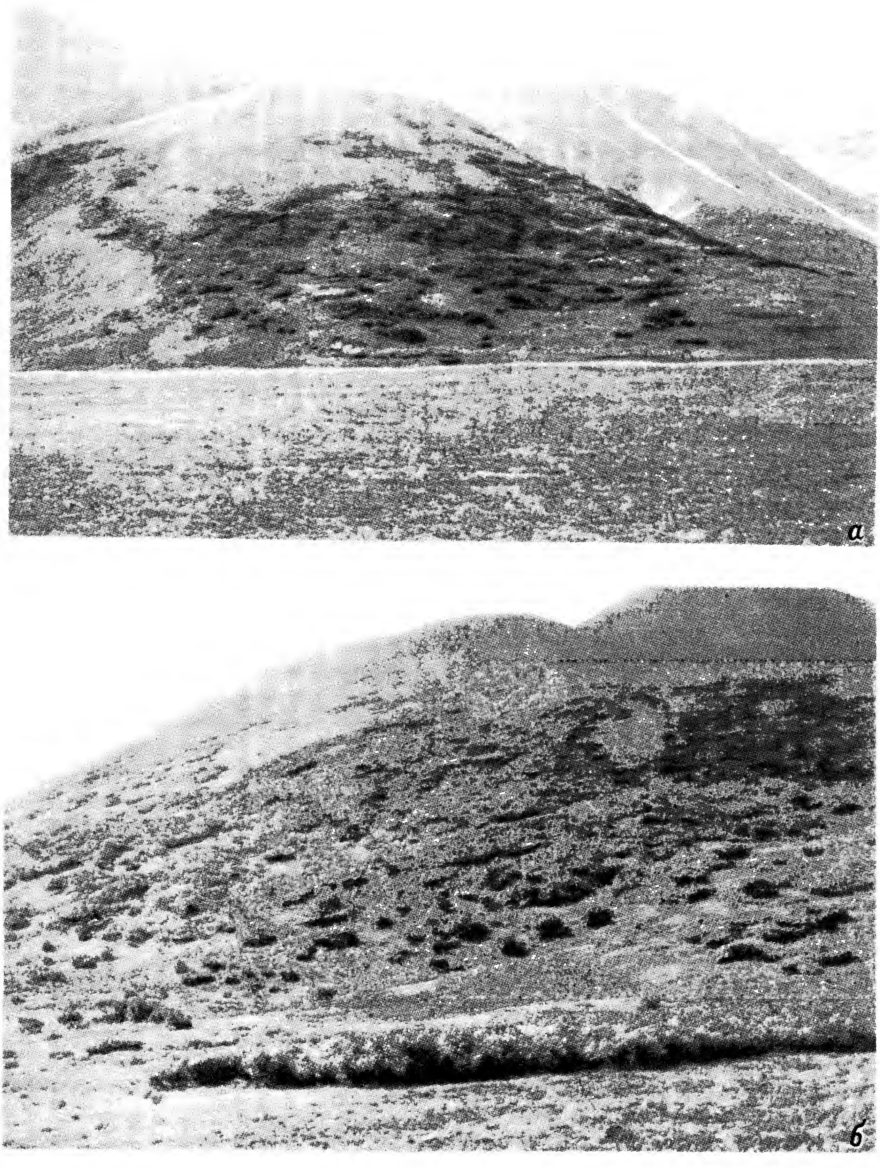
Ключевые слова: ольховник, классификация, ассоциация, Чукотка.

На Чукотке кустарниковые сообщества ольховника *Alnus fruticosa*[1] представлены в подзонах кедрового стланика и южных гипоарктических тундрах главным образом на Южной Чукотке, преимущественно в бассейне р. Анадырь (Васильев, 1956; Юрцев, 1978; Коробков, Секретарева, 1986), в меньшей степени — на Западной (Заславская, 1989) и Центральной Чукотке (район среднего течения р. Паляваам). Ценотическая роль ольховника особенно велика в подгольцовом поясе гор, где вместе с другими стланиковыми кустарниками он почти сплошь покрывает склоны сопок. Благодаря довольно широкой экологической амплитуде *Alnus fruticosa* помимо склонов сопок встречается и на достаточно дренированных участках среди кочкарных тундр водоразделов и в долинах рек у подножий речных склонов, по ложбинам стока, а южнее — и в поймах рек вместе с древовидными ивами.

Встречаются сообщества *Alnus fruticosa* и в подзоне северных гипоарктических тундр в так называемых «островках» растительности южно-тундрового типа, как например в глубокой межгорной котловине р. Левый Телекай в самом центре Чукотского нагорья (Кожевников, 1974) или на юго-востоке Чукотского п-ова. Особенно мощные заросли ольховника обнаружены в нижнем и среднем течении р. Гетлянен и в бухте Пенкигней с прилегающими к ней горными долинами рек Уккенивеем, Песцовой и др. (Юрцев и др., 1972, 1978; Катенин, 1980; Секретарева, 1986). Общий облик растительности долин этих рек благодаря своеобразному микроклимату заметно отличается от такового близлежащих территорий, открытых морским ветрам. Здесь значительную роль в ландшафте играют кустарниковые сообщества. Местонахождение *Alnus fruticosa* на юго-востоке Чукотского п-ова значительно удалено от более южных районов его распространения в Азии. Можно предположить, что в последний раз на Чукотку, как и многие бореальные и гипоарктические виды, он смог проникнуть в конце плейстоцена со стороны Аляски либо с южного побережья Берингийского моста суши, связывавшего воедино Американский и Азиатский материки (Юрцев и др., 1972, 1975; Юрцев, 1976).

---

[1] Названия сосудистых растений приведены по сводке «Арктическая флора СССР» (1961—1987) и по работе С. К. Черепанова (1995), мхов — по работе М. С. Игнатова и О. М. Афониной (1992), лишайников — по работе J. Poelt (1973).



Сообщества *Alnus fruticosa* на юго-восточных склонах сопок.

а — пояс ольховников на юго-восточном склоне сопки в бухте Пенкигней; *б* — травяные ольховники на том же скл не, крупным планом; на переднем плане видны заросли *Salix alaxensis*.

В кутовой части бухты Пенкигней и в долине р. Песцовой на юго-восточны склонах сопок ольховник вместе с ивами (*Salix alaxensis*, *S. glauca*, *S. lanata* subsp *richardsonii*, *S. pulchra*) образует хорошо выраженный пояс кустарниковых сообществ, который по склонам невысоких гор (600—700 м над ур. м.) составляет полос шириной до 150—200 м. Высокие (2.0—2.5 м) и мощные заросли травяных ольховников в средних частях склонов обычно перемежаются с луговинами либо луговинно-тундровыми сообществами с содоминированием арктоальпийских кустарничков. Сообщества *Alnus fruticosa* отсутствуют в нижних частях склонов в места залеживания снега, занятых красочными нивальными (гемихионофитными) тундрам с доминированием *Cassiope tetragona*, *Diphasiastrum aplinum*, *Loiseleuria procumbens*, *Phyllodoce caerulea*, *Rhododendron camtschaticum* subsp. *glandulosum*, либо на очень крутых склонах сопок (> 40°), где господствуют каменистые осыпи (см. рисунок). В верхних частях склонов сопок эдификаторная роль ольховника заметно падает, в его сообщества внедряются тундровые виды, постепенно ольховниковые сообщества сменяются горными тундрами (чаще кустарничково-дриадовыми), где содоминируют гипоарктические *Arctous alpina*, *Empetrum subholarcticum*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* и арктоальпийские виды рода *Dryas*.

На склонах других экспозиций высота *Alnus fruticosa* снижается до 0.8—1.5 м. Ольховник встречается изолированными некрупными пятнами среди дриадовой тундры на северных склонах либо образует более сомкнутые сообщества (нередко мертвопокровные) с гипоарктическими кустарничками и ерником на западных и восточных склонах. В долине р. Гетлянен *A. fruticosa* отмечен также в пойменных ивняках.

На юго-востоке Чукотского п-ова сообщества ольховника встречаются преимущественно на склонах сопок, сложенных кислыми магматическими породами; значительно реже — на делювии смешанного состава, обогащенного кальцием.

Несмотря на значительную роль *A. fruticosa* в растительном покрове юго-востока Чукотского п-ова, изучению его сообществ уделялось заметно меньше внимания, чем широко распространенным здесь же ивовым кустарниковым сообществам (Секретарева, 1990, 1991, 1992). Данная публикация отчасти восполнит этот пробел. Обработку полевого материала мы проводили согласно флористическим принципам, разработанным школой Браун-Бланке. Всего выделено 5 ассоциаций, которые отнесены нами к 3 союзам. Учитывая кратковременность изучения, синтаксоны в ранге союзов выделены нами только предварительно и в дальнейшем, вероятно, ранг их будет пересмотрен. Полную флористическую классификацию этих сообществ в настоящее время провести невозможно из-за недостаточной изученности растительного покрова данного региона и отсутствия публикаций по нему. Далее, согласно правилам фитосоциологической номенклатуры (Barkman et al., 1986), приведены диагнозы приводимых в работе синтаксонов.

Союз Ribo tristis – Alnion fruticosae prov.

В дифференцирующую группу видов входят мезофильные травы, характерные для лугово-кустарниковых и луговинно-тундровых сообществ данного района: *Aconitum delphinifolium*, *Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi*, *Galium boreale*, *Polemonium acutiflorum*, *Solidago compacta*, *Valeriana capitata* (см. таблицу). Верхний ярус сообщества образован *Alnus fruticosa*, подъярус — *Ribes triste*. Союз включает в себя сообщества ольховника с травяным нижним ярусом, произрастающие в наиболее благоприятных условиях — на достаточно увлажненных летом и хорошо заснеженных зимой склонах южных экспозиций. Сходные сообщества, предположительно, можно будет встретить в субокеанических южных районах Чукотки, а скорее Корякии, где они могут занимать средние части склонов сопок. Однако по имеющимся у нас данным (Коробков, Секретарева, 1986), на Южной Чукотке в средних частях сопок чаще встречаются густые кустарничково-зеленомошные (нередко мертвопокровные, где верхний ярус плотно сомкнут) ольховники. Более вероятно, что травяные ольховники юго-восточной части Чукотского п-ова являются дериватом более южных ольховников Камчатки (Голубицкая, Нешатаева, 1994), принадлежащих классу ассоциаций Alneta kamtschaticae (*Alnus fruticosa* s. l.) herbosa, выделенному по доминантным критериям.

Асс. Rubo arctici – Alnetum fruticosae ass. nov.

Состав. В диагностическую группу видов ассоциации входят в основном бореальные и арктобореальные виды. С высокой константностью и обилием из трав

Сообщества *Alnus fruticosa* на юго-востоке Чукотского полуострова

Союзы	Ribo tristis – Alnion fruticosae														Polytrichastro alpini – Alnion fruticosae						Carici scirpoideae – Alnion fruticosae					
Ассоциации	Rubo arctici – Alnetum fruticosae										Spiraeo beauverdianae – Alnetum fruticosae				Cladino rangiferinae – Alnetum fruticosae						Dryado punctatae – Alnetum fruticosae		Dryado chamissonis – Alnetum fruticosae			
Проективное покрытие, %																										
кустарники	90	90	95	95	90	90	80	75	95	85	95	90	95	95	90	90	95	75	85	80	60	70	70	70	45	70
кустарнички	10	+	+		+		5		+	+		15	15	30	85	45	25	25	90	95	85	40	40	80	80	45
злаки	+	5	15	10	25	10	30	15	5	5	+	5	5	15	+	+	+	+	+	+	5	5	+	5		+
осоковидные		+	+	+	+		+	+				+	+	+	+				+	+	10	15	+	+	15	+
разнотравье	60	80	25	75	85	75	40	85	60	90	50	20	20	20	5	25	5	10	+	5	20	25	35	20	10	25
мхи	50	70	25	30	15	5	5	5	20	20	20	40	20	20	20	50	60	45	60	80	85	90	70	80	70	55
лишайники				+											15	10	15	15	15	20			+	+	+	+
Экспозиция	юв	юв	юв	юв	юв	юв	юв	юв	юв	юв	юв	юв	юв	юв	з	юв	в	в	з	сз	с	с	сз	сз	сз	юв
Крутизна (град.)	30	30	30	30	30	30	30	25	30	30	30	15	30	30	25	30	35	30	25	25	20	20	25	20	25	30
Число видов в сообществе	24	34	27	40	33	19	23	22	19	21	21	30	22	27	23	33	43	36	23	24	43	40	23	26	22	34
№ описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
Диагностические виды синтаксонов более высокого уровня																										
Alnus fruticosa	5	5	5	5	5	5	5	4	5	5	5	5	5	5	5	5	5	4	4	3	4	4	4	4	3	4
Дифференцирующие виды союза Ribo tristis – Alnion fruticosae																										
Ribes triste	1	1	3	3	1	4	2	2	1	1	4	3				1	+	1	r							
Aconitum delphinifolium s. l.	+	1	+	+	2	+	+	+	+	+	2	+	+	+	r	1	r									+
Artemisia arctica subsp. *ehrendorferi*	1	r		+	+		+	2	+	+	+	r	+	1	1	2	+	+								
Solidago compacta	+	+	1	+	2	1	+	2		+	+	1	+			+						+	1			r
Galium boreale	+	+	+	r	1	1	+		1	+	+	1	+													
Polemonium acutiflorum	+	+	+	1	+	+	+		+		1					+								r		
Valeriana capitata	+	1	+	+		+	+	+	+			+				+										+
Carex podocarpa		r	r	r	+		+	+				+	+	+								r				

Cerastium jenisejense	r	r	+	r	+	r	r			+						+										+
Pyrola incarnata	r	+	+	r					r	+		+											2			
Draba juvenilis				r	+						+	+		+									+			+

Диагностические виды асс. Rubo arctici – Alnetum fruticosae

Rubus arcticus	1	+	+	2	2	1	2	3	1	+	1		+													
Calamagrostis purpurea		r	2	1	2	2	3	2	1	+			+													
Cystopteris montana		2	r	r	+	2	1																			
Moehringia lateriflora				+	1		+	+	1		+															
Angelica gmelinii				1	+		+																			
Artemisia tilesii					1	3	+																			
Trientalis europaea				1				+																		
Viola epipsiloides				+	+																					
Chamerion angustifolium								+	+																	
Rhytidiadelphus triquetrus	2	2	1	+						+											1					
Dicranum majus	2	3	1	2	1												+									
Brachythecium sp.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+														

Дифференцирующие виды варианта и фаций асс. Rubo arctici – Alnetum fruticosae

Anemone richardsonii	3	3	r	r	+																			r		
Lycopodium dubium				1						5			+			2		+								
Linnaea borealis				1					3					1												

Диагностические виды асс. Spiraeo beauverdianae – Alnetum fruticosae

Spiraea beauverdiana			r	+						+	2	1	2	2	2	3	+	1								
Pentaphylloides fruticosa					+						1	1	+	+	r		r							1		1
Salix glauca								r			+	+	1	+	r	+		+			r					

Дифференцирующие виды союза Polytrichastro alpini – Alnion fruticosae

Polytrichastrum alpinum		r	r	+		r					1	1	1	1	2	2	2	1	3	1			1			
Vaccinium uliginosum subsp. *microphyllum*												+	+	+	3	2	1	2	3	2	3	2		+	r	+
Ledum decumbens												r		r	3	+	1	2	2	2	2	1				
Empetrum subholarcticum												1	r	+	r	2	+	1	1	+	1	+		+		+

Таблица (*продолжение*)

Союзы	Ribo tristis – Alnion fruticosae														Polytrichastro alpini – Alnion fruticosae						Carici scirpoideae – Alnion fruticosae					
Ассоциации	Rubo arctici – Alnetum fruticosae										Spiraeo beauverdianae – Alnetum fruticosae				Cladino rangiferinae – Alnetum fruticosae						Dryado punctatae – Alnetum fruticosae		Dryado chamissonis – Alnetum fruticosae			
Vaccinium vitis-idaea subsp. *minus*												r	r	r	+	+	r	r	+	+	+	+				
Arctous alpina									r	r			+	+		1	r	+			+	+				
Betula exilis												r						1	3	3	+	+				
Диагностические виды асс. Cladino rangiferinae – Alnetum fruticosae																										
Cladina arbuscula															1	1	1	+	1	2						
C. rangiferina															2	1	2	1	1	2						
Cladonia macroceras															+	+	+	+	+							
Senecio subfrigidus															+		+	1								
Дифференцирующие виды союза Carici scirpoideae – Alnion fruticosae																										
Carex scirpoidea												r								r	+	+	+	+	2	r
Cassiope tetragona																	+	r	r	+	+	+	+	+	1	r
Pedicularis capitata	r																	r	r	r	1	+	+	1	+	r
Saussurea angustifolia										r								r			1	+	2	+	r	
Papaver macounii																			r	r	+	+	+	r		
Polygonum viviparum																				r	+	+		+	+	+
Диагностические виды асс. Dryado punctatae – Alnetum fruticosae																										
Dryas punctata subsp. *alaskensis*														r	+		+				2	2				
Rhododendron camtschaticum subsp. *glandulosum*																	r				+	+				
Diapensia obovata														r							+	+				
Salix arctica																	r				+	+				+
Huperzia arctica		r		r																	+	+				

Hierochloë alpina															+		+		r	+	+	+				
Luzula confusa																					+	+				
Carex nesophila															+						+	+				
C. misandra																					+	+			+	
C. vaginata subsp. *quasivaginata*													r						r		r	+				
Novosieversia glacialis																	r				1	+				
Tofieldia coccinea																					+	+			+	
Minuartia arctica																					+	+			r	
Parrya nudicaulis																					+	+	+			
Climacium dendroides																					+	+				

Диагностические виды асс. Dryado chamissonis – Alnetum fruticosae

Dryas chamissonis																				+			2	3	4	+
Arctous erythrocarpa																				+			2	3	+	2
Tomentypnum nitens																			2				2	2	2	2
Anemone parviflora																							r	+	+	+
Cardamine digitata																	+						r	+		+

Прочие виды

Drepanocladus uncinatus	1	1	1	1	+	+	+	+	1	1	1	2	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Saxifraga nelsoniana	1	1	2	+	+	1	+	1		+	1	+		1		+	1	1	r		+	+				1
Poa arctica		+	+	+	+		+	+	+		+	+		+	r	+		+		+	+	+	r	+		+
Polygonum tripterocarpum				+	+			+			+	+	+	+				+	r		+	+				
Thalictrum alpinum	+	+	+		+	+			+	+	+	+		+			+	+		+			+	1	+	+
Salix reticulata	2	+	r		r		+		+	+			+	2				r		r	r	r	2	1	1	2
S. lanata subsp. *richardsonii*	+	1			2		+			+	+			+					r				2	2	r	r
S. pulchra			r	r							+		1					1	r							
Trisetum spicatum		+			+			+				+									r	+		+		
Festuca altaica					r			r				+		r										+		
Stellaria ciliatosepala								+				+				+										+
Aulacomnium palustre var. *imbricatum*	+	1	+													+										+
A. turgidum	1	2															+	2								
Hylocomium alaskanum		+		+													2	2			2	2				

Таблица (*продолжение*)

Союзы	Ribo tristis – Alnion fruticosae														Polytrichastro – Alnion fruticosae						Carici scirpoideae – Alnion fruticosae					
Ассоциации	Rubo arctici – Alnetum fruticosae										Spiraeo beauverdianae – Alnetum fruticosae				Cladino rangiferinae – Alnetum fruticosae						Dryado punctatae – Alnetum fruticosae		Dryado chamissonis – Alnetum fruticosae			
Dicranum congestum															1			+								
D. scoparium																+		+								
Hypnum plicatulum																+	+									
Pleurozium schreberi				+													+	+								
Ptilidium ciliare		+															+	+								
Cetraria islandica				+											+	+			1				+			+

Примечание. Арабскими цифрами, «г» и «+» обозначены покрытие и обилие по шкале Браун-Бланке. Единично в сообществах встречены: цветковые — *Bromopsis pumpelliana* (1, 5), *Equisetum pratense* (3), *Pyrola minor* (4), *Rhodiola integrifolia* (4, 5), *Equisetum arvense* subsp. *boreale* (5), *Delphinium chamissonis* (7, 23), *Chamerion latifolium* (8), *Geranium erianthum* (12), *Gentiana glauca* (14), *Parnassia palustris* subsp. *neogaea* (14), *Loiseleuria procumbens* (17, 22), *Boschniakia rossica* (18, 25), *Pedicularis labradorica* (18), *Arnica frigida* (20), *Dodecatheon frigidum* (20, 24), *Hedysarum hedysaroides* subsp. *tschuktschorum* (20, 26), *Androsace chamaejasme* subsp. *arctisibirica*, *Carex melanocarpa*, *Gentiana algida* (21), *Salix phlebophylla* (21, 22), *Tofieldia pusilla* (22), *Andromeda polifolia* subsp. *pumila* (25), *Pedicularis oederi* (25, 26); мхи — *Mnium* sp. sp. *Ptilidium crista-castrensis* (2), *Hypnum* sp., *Polytrichum strictum* (4), *Brachythecium reflexum* (6), *Bryum* sp. sp. (6, 16), *Abietinella abietina*, *Dicranum bonjeanii*, *Hypnum cupressiforme*, *Racomitrium lanuginosum*, *Rhytidium rugosum* (17), *Dicranum angustum*, *Polytrichum juniperinum* (21), *Brachythecium turgidum*, *Isopterygiopsis pulchella*, *Plagiothecium denticulatum*, *Tortula norvegica* (26); лишайники — *Sphaerophorus globosus* (15, 17), *Cetraria laevigata* (16, 18), *Cladonia coccifera*, *C. fimbriata* (16), *C. uncialis* (16, 17), *C. amaurocraea* (17), *Cetraria nivalis*, *Parmelia omphalodes* (17). (В скобках приведены номера описаний).

отмечены *Calamagrostis purpurea*, *Rubus arcticus*; из мхов — *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Dicranum majus*. В число константных видов ассоциации входят также многие криомезофильные травы, общие для Ribo tristis – Alnion fruticosae в целом. Характерно присутствие (реже содоминирование) бореальных лесных трав — *Cystopteris montata*, *Linnaea borealis*, *Moehringia lateriflora*, *Trientalis europaea*.

В пределах ассоциации выделяется экологический вариант, сообщества которого представлены вдоль небольших водотоков на склонах. Основные отличия — в содоминировании в травяном ярусе гигромезофита *Anemone richardsonii*, в снижении обилия мезофильных трав и, наоборот, увеличении обилия мхов, среди которых отмечаются *Aulacomnium palustre* var. *imbricatum* и *A. turgidum* (описания (далее — оп.) 1, 2). В пределах ассоциации можно также выделить 2 фации, связанные с разрастанием под пологом ольховника наземно-ползучих *Linnaea borealis* и *Lycopodium dubium* (=*L. pungens*), доминирующих в отдельных сообществах (оп. 9, 10). Всего в ассоциации отмечено 63 вида, из них константных — 26.

Структура. Для сообществ ассоциации характерен узловой тип горизонтальной структуры (по: Matveyeva, 1988). Суть его состоит в том, что действие растения-эдификатора, каковым является *Alnus fruticosa*, отчетливо проявляется в радиально-концентрическом распределении остальных растений. Густые (покрытие 75—95 %) кусты ольховника достаточно сильно затеняют нижерасположенные ярусы. Причем чем меньше высота кустарника, тем сильнее влияние его кроны. Под центральной частью кроны встречаются лишь немногие травы или *Ribes triste*, образующий подъярус. Здесь обильно представлен листовой опад, способствующий образованию мертвопокровных ольховников. В краевой части кроны имеется ярус мезофильных трав. Особенно богатый травяной покров отмечается в местах контакта отдельных крон, куда проникает больше света, или на полянках. Моховой ярус не выражен. Образованию сомкнутого мохового покрова препятствуют, с одной стороны, затенение, с другой — пышное разрастание трав по периферии. Мхи чаще всего встречаются отдельными куртинками, реже образуют небольшие синузии вдоль водотоков.

Местообитание. Сообщества ассоциации отмечены в районе бухты Пенкигней (в ее кутовой части) и в долине р. Песцовой. Сообщества занимают средние и нижние части юго-восточных склонов сопок, для которых характерны хорошая заснеженность в зимний период, быстрый сход снега в весенне-летний и умеренное увлажнение в летний период. Склоны сопок достаточно круты (25—30°), хорошо дренированы, сложены преимущественно кислыми магматическими породами.

Распространение. По характеру структуры и отчасти флористическому составу сообщества этой ассоциации имеют определенное сходство с травяными ольховниками Камчатки (Голубицкая, Нешатаева, 1994), входящими в группу ассоциаций Alneta kamtschaticae calamagrostidosa, выделенную по доминантным критериям. Можно предположить, что травяные ольховники юго-востока Чукотского п-ова являются дериватом более южных камчатских сообществ и представляют собой их северный географический вариант.

Асс. Spiraeo beauverdianae – Alnetum fruticosae ass. nov.

Состав. В диагностическую группу видов ассоциации входят гипоарктические и арктобореальные кустарники *Pentaphylloides fruticosa*, *Salix glauca*, *Spiraea beauverdiana*, имеющие высокую константность и нередко содоминирующие с *Ribes triste* и *Alnus fruticosa* в кустарниковом ярусе, главным образом в краевой части ольховника. Основное отличие от предыдущей ассоциации — отсутствие арктобореальных трав при еще достаточно высокой константности многих криомезофильных — *Aconitum delphinifolium*, *Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi*, *Saxifraga nesloniana*, *Solidago compacta*. В краевой части кроны и на прогалинах появляются гипоарктические кустарнички — *Arctous alpina*, *Empetrum subholarcticum*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*. В слабосомкнутом моховом покрове наряду с *Drepanocladus uncinatus* содоминирует *Polytrichastrum alpinum*, предпочитающий более сухие и бедные субстраты. По флористическому составу сообщества данной ассоциации имеют переходный характер от травяных ольховников к тундровым кустарниковым сообществам с доминированием в верхнем ярусе *Alnus fruticosa*. Всего в ассоциации отмечено 45 видов, из них константных — 19.

Структура. Высота *Alnus fruticosa* 1.2—1.8 м, сомкнутость кроны в среднем 75—80 %. По типу горизонтальной структуры ассоциация во многом сходна с предыдущей: немногочисленное разнотравье и кустарнички сосредоточены по периферии кроны ольховника и других кустарников; в основании стволов представлен богатый опад из листьев.

Местообитание. Сообщества ассоциации отмечены в районе бухты Пенкигней на юго-восточных склонах сопок в верхней краевой части массива ольховника, граничащего с горнотундровыми сообществами. Условия увлажнения здесь хуже, чем в расположенных ниже по склону травяных ольховниках. Характерно увеличение сухости субстрата из-за большей дренированности летом и меньшей заснеженности зимой.

Распространение. Сообщества, вероятно, представляют собой более обедненный северный вариант широко распространенных на Камчатке ольховников со спиреей, которые отнесены (Голубицкая, Нешатаева, 1994) к группе ассоциаций Alneta kamtschaticae spiraeosa и отчасти к Alneta kamtschaticae hylocomiosa, выделенным по доминантным критериям. Они сменяют травяные ольховники в верхних частях горных склонов, где произрастают в менее благоприятных условиях.

Союз Polytrichastro alpini – Alnion fruticosae prov.

В дифференцирующую группу видов входит мох *Polytrihastrum alpinum* и олиготрофные гипоарктические кустарнички — *Empetrum subholarcticum*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, имеющие высокую константность, обилие и часто содоминирующие вместе с *Betula exilis*. В кустарниковом ярусе господствует *Alnus fruticosa*. В моховом покрове преобладают тундровые виды. Союз объединяет сообщества ольховника, занимающие склоны различных экспозиций, еще достаточно заснеженные в зимнее время, но испытывающие летом недостаток увлажнения. Чаще всего сообщества приурочены к верхним частям склонов с мелкощебнистыми, хорошо дренированными, бедными почвами. В отличие от травяных ольховников в них меньше высота кустарникового яруса, а в нижних ярусах значительную роль играют тундровые виды кустарничков, мхов и лишайников. Сходные сообщества, но с примесью *Pinus pumila* отмечены на более крутых и сухих склонах в бассейне р. Анадырь (Коробков, Секретарева, 1986). Высока вероятность обнаружения сообществ данного союза в Золотом хребте (на левом берегу Анадырского лимана), где ольховники хорошо представлены на склонах сопок. Однако достоверными данными мы пока не располагаем.

Асс. Cladino rangiferinae – Alnetum fruticosae ass. nov.

Состав. В диагностическую группу видов ассоциации входят лишайники — *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cladonia macroceras*. В нижнем ярусе преобладают гипоарктические кустарнички, характерные для Polytrichastro alpini – Alnion fruticosae в целом. Травяной ярус не выражен, встречаются лишь немногие виды — *Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi*, *Saxifraga nelsoniana*, *Senecio subfrigidus*. Моховой покров наиболее сомкнут в периферийной части кроны ольховника и представлен тундровыми видами, из которых помимо *Polytrichastrum alpinum* обильны *Drepanocladus uncinatus*, *Hylocomium alaskanum*, отмечаются *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum congestum*, *D. scoparium*, *Pleurozium schreberi* и др. Всего в ассоциации отмечено 79 видов, из них константных — 18.

Структура. Высота *Alnus fruticosa* в среднем 0.8—1.5 м (редко — ниже), сомкнутость кроны 50—85 %. Ольховник образует нередко чистые мертвопокровные заросли или с примесью *Betula exilis* и *Spiraea beauverdiana.* Гипоарктические кустарнички, мхи и лишайники сосредоточены под краевой частью кроны ольховника, обильны только под наиболее высокими кустами и на полянках между отдельными куртинами *Alnus fruticosa.*

Местообитание. Сообщества ассоциации отмечены в районе бухты Пенкигней и в долине р. Гетлянен преимущественно на склонах западной и восточной экспозиций. Занимают относительно сухие участки, часто испытывающие недостаток увлажнения, особенно на более крутых склонах, сложенных кислыми горными породами.

Распространение. Сообщества сходного флористического состава встречаются в южных гипоарктических тундрах Анадырского региона Чукотки (Васильев, 1956). Однако в достаточно дренированных местообитаниях на склонах сопок в этом районе наибольшее распространение имеют сообщества *Pinus pumila*, а не *Alnus fruticosa*, занимающие там, как правило, более увлажненные участки склонов.

Союз Carici scirpoideae – Alnion fruticosae prov.

В дифференцирующую группу видов входят мезофильные травы и кустарнички, характерные для мезотрофных и евтрофных тундровых сообществ, — *Carex scirpoidea*, *Cassiope tetragona*, *Pedicularis capitata*, *Saussurea angustifolia.* Верхний ярус образован *Alnus fruticosa.* В моховом покрове представлены тундровые виды: *Drepanocladus uncinatus*, *Hylocomium alaskanum*, *Tomentypnum nitens.* Союз включает в себя сообщества ольховника, произрастающие в более суровых условиях, чаще на склонах северных экспозиций или в верхних частях склонов на границе с горными тундрами. Для данных местообитаний по сравнению с южными склонами характерно меньшее прогревание в летнее время. Здесь можно наблюдать постепенную смену кустарниковых сообществ тундровыми, когда кусты *Alnus fruticosa* как бы накладываются на тундровые ценозы. Подобные сообщества, где в верхнем ярусе доминирует *Alnus fruticosa*, а в нижних представлены различные типы мезотрофных тундровых сообществ, нередкое явление в подзоне южных тундр. Именно они определяют специфику этой подзоны как на Таймыре (Матвеева, Заноха, 1986), так и на Южной Чукотке (Васильев, 1956). Однако эти сообщества чаще представляют собой зональный тип растительности данных регионов, а на склонах сопок они практически не встречаются. Сообщества ольховника юго-восточной части Чукотского п-ова значительно ближе по флористическому составу и структуре сообществам Аляски, где в верхнем ярусе доминирует тот же вид *Alnus fruticosa* (=*A. crispa*) (Cooper, 1986; North..., 1998), а в нижних ярусах представлены тундровые виды трав, кустарничков и мхов.

Асс. Dryado punctatae – Alnetum fruticosae ass nov.

Состав. В диагностическую группу видов ассоциации входят тундровые травы, кустарнички и зеленые мхи, господствующие в нижних ярусах сообществ. С высоким обилием и константностью встречаются арктоальпийские (*Dryas punctata* subsp. *alaskensis*) и гипоарктические (*Empetrum subholarcticum*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*) кустарнички. Травяной ярус слагают криомезофильные *Hierochloë alpina*, *Luzula confusa*, *Minuartia arctica*, *Novosieversia glacialis*, *Parrya nudicaulis*, *Tofieldia coccinea* и др. В сплошном моховом ярусе наиболее обильны *Drepanocladus uncinatus* и *Hylocomium alaskanum*, характерны *Climacium dendroides*, *Dicranum angustum*, *Polytrichum juniperinum.* Всего в ассоциации отмечено 47 видов, из них константных — 32.

Структура. Высота *Alnus fruticosa* составляет 1.2—1.5 м, сомкнутость крон 60—70 %. В отличие от предыдущих ассоциаций в сообществах лучше выражены нижние ярусы, растения располагаются более диффузно, не концентрируясь только по периферии проекции кроны. Отдельные изолированные скопления ольховника чередуются с тундровыми сообществами, чаще с различными вариантами кустарничково-дриадовых тундр.

Местообитание. Сообщества ассоциации отмечены в районе бухты Пенкигней в долине р. Песцовой в нижних частях северных склонов сопок. Для них характерны по сравнению с южными склонами меньшее прогревание в летнее время и меньшая заснеженность в зимнее. Относительно пологие (20°) склоны сопок сложены делювием кислых горных пород.

Распространение. Предположительно сообщества сходного флористического состава могут быть встречены на Аляске, поскольку в нижних ярусах сообществ присутствует целый ряд преимущественно американских и амфиберингийских видов (*Carex scirpoidea*, *Papaver macounii*, *Saussurea angustifolia*), наиболее обычных в Азии в восточной части Чукотского п-ова.

Асс. Dryado chamissonis – Alnetum fruticosae ass. nov.

Состав. В диагностическую группу видов входят гемикальцефильные евтрофные кустарнички, травы и мхи. Наиболее обильны из кустарничков *Arctous erythrocarpa*, *Dryas chamissonis*, содоминирует с ними *Salix reticulata*. В травяном ярусе с невысоким обилием встречаются евтрофные *Anemone parviflora*, *Cardamine digitata*, *Thalictrum alpinum*, практически отсутствуют гемиацидофильные и ацидофильные виды трав и гипоарктические кустарнички. В моховом покрове преобладают *Drepanocladus uncinatus* и *Tomentypnum nitens*. Всего в ассоциации отмечено 49 видов, из них константных — 14.

Структура. Высота *Alnus fruticosa* составляет 1.5—2.0 м, сомкнутость крон 45—70 %. В сообществах достаточно хорошо выражены нижние ярусы, растения располагаются более диффузно, не концентрируясь только по периферии проекции кроны. Отдельные изолированные скопления ольховника чередуются с гемикальцефитными вариантами кустарничково-дриадовых тундр.

Местообитание. Сообщества отмечены в нижнем течении р. Гетлянен. Здесь они представлены на достаточно крутых (25—30°) северо-западных склонах сопок, сложенных делювием карбонатных горных пород. Значительно реже сообщества ассоциации встречаются и в районе бухты Пенкигней в верхних частях юго-восточных склонов при переходе к горнотундровым гемикальцефитным сообществам.

Распространение. Сообщества данной ассоциации, как и предыдущей, вероятнее всего, могут быть встречены на Аляске, но на более богатых почвах, обогащенных кальцием.

В зависимости от степени прогреваемости летом и заснеженности зимой горных склонов описанные выше ассоциации составляют два эколого-фитоценотических ряда. На склонах южных экспозиций, сложенных преимущественно кислыми горными породами, при уменьшении увлажнения и возрастании сухости субстрата из-за большей дренированности сообщества асс. Rubo arctici – Alnetum fruticosae сменяются сообществами асс. Spiraeo beauverdianae – Alnetum fruticosae. Последняя ассоциация на восточных и западных склонах (реже и в верхних частях южных склонов) при увеличении сухости субстрата и одновременно уменьшении заснеженности склонов в зимнее время замещается асс. Cladino rangiferinae – Alnetum fruticosae. На умеренно увлажненных склонах северных экспозиций (реже в верхних частях склонов), где почвы значительно менее прогреты в летнее время, представлены ассоциации Dryado punctatae – Alnetum fruticosae и Dryado chamissonis – Alnetum fruticosae с господством в нижних ярусах тундровых видов кустарничков, трав, мхов и лишайников, различающиеся между собой по флористическому составу в зависимости от богатства почв и содержания в них кальция.

В заключение отметим, что на юго-востоке Чукотского п-ова сообщества *Alnus fruticosa* по своему флористическому составу достаточно разнообразны, что является следствием становления растительного покрова этого сложного биогеографического региона в прошлые исторические периоды, когда то восстанавливались, то прерывались связи Азиатского и Американского материков.

Работа проведена при финансовой поддержке подпрограммы «Биологическое разнообразие» и программы ГИТП России «Комплексные исследования океанов и морей Арктики и Антарктики».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Т. 1—10. Л., 1961—1987.

Васильев В. Н. Растительность Анадырского края. М.; Л., 1956. 218 с.

Голубицкая И. Н., Нешатаева В. Ю. Сообщества ольхового стланика // Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка). СПб., 1994. С. 107—118.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1. № 1. С. 1—85.

Заславская Т. М. Очерк растительности тундровой части Анюйского нагорья (Западная Чукотка) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 11. С. 1634—1645.

Катенин А. Е. Американские виды *Populus balsamifera* L. (*Salicaceae*) и *Viburnum edule* (Michx.) Rafin. (*Caprifoliaceae*) на юго-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 3. С. 414—421.

Кожевников Ю. П. Флора и экологические условия района Телекайской чозениевой рощи (Центральная Чукотка) // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 4. С. 502—519.

Коробков А. А., Секретарева Н. А. Ботанико-географические наблюдения в районе нижнего течения реки Энмываам (бассейн реки Анадырь) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 4. С. 450—459.

Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. Растительность южных тундр на западном Таймыре // Южные тундры Таймыра. Л., 1986. С. 5—67.

Секретарева Н. А. Флористические находки в кутовой части бухты Пенкигней (Чукотский полуостров) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 5. С. 677—683.

Секретарева Н. А. Характеристика ассоциаций кустарниковых ив лугового типа (восток Чукотского полуострова) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 3. С. 388—396.

Секретарева Н. А. Характеристика ассоциаций кустарниковых ив луговинно-тундрового типа (восток Чукотского полуострова) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 5. С. 728—739.

Секретарева Н. А. Характеристика ассоциаций кустарниковых ив сырых и влажных местообитаний (восток Чукотского полуострова) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 51—64.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Юрцев Б. А. Проблемы позднекайнозойской палеогеографии Берингии в свете ботанико-географических данных // Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976. С. 101—120.

Юрцев Б. А. Ботанико-географическая характеристика Южной Чукотки // Комаровские чтения. Владивосток, 1978. Вып. 26. С. 3—62.

Юрцев Б. А., Баландин С. А., Катенин А. Е. и др. Флористические находки на Центральной, Восточной и Южной Чукотке (1974 и 1976 гг.) // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 5. С. 625—636.

Юрцев Б. А., Жукова П. Г., Плиева Т. В. и др. Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова. III. // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 2. С. 233—247.

Юрцев Б. А., Кожевников Ю. П., Нечаев А. А. Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 7. С. 765—778.

Barkman J. J., Moravec J., Rauschert S. Code of phytosociological nomenclature Montpellier school of phytosociology // Vegetatiol. 1986. Vol. 67. N 3. P. 145—158.

Cooper D. J. Arctic-alpine tundra vegetation of the Arrigetch Creek Valley, Alaska // Phytocoenologia. 1986. Vol. 14. N 4. P. 467—555.

Matveyeva N. V. The horizontal structure of tundra communities // Diversity and pattern in plant communities. The Hague, 1988. P. 59—65.

North Americal flora. New York, 1998. 500 p.

Poelt J. Classification // The Lichenes. New York; London, 1973. P. 599—632.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 29 II 1998

SUMMARY

Alder (*Alnus fruticosa*) shrub communities are found in the south-east of Chukchi peninsula in the north hypoarctic tundra subzone as so-called «islands» (enclaves of the south hypoarctic tundra, far from its main area). Large alder thickets are grow along the lower and middle reaches of Getlanen river and in the river valleys in the vicinity of Penkignei bay. The tallest alder thickets (2.0—2.5 m) cite found on the south-east steep (25—30°) slopes, on the acidic igneous rocks or, rarely, on deluvium of mixed composition. On the slopes of another exposures, the height of *Alnus fruticosa* decreases to 0.8—1.5 m. All alder thickets are represented either by isolated rather small massifs along *Dryas* tundra on northern slopes or by closed communities (sometimes lacking lower stratum) with hypoarctic shrubs and dwarf birch on western and eastern slopes. The description of 5 associations of alder thickets is given, according to floristic criteria.

УДК 581.5

© Т. О. Салтыковская, Г. Г. Герасименко, В. С. Ипатов

ЭКОТОПИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СФАГНОВЫХ СОСНЯКОВ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ С ПОМОЩЬЮ ФАКТОРНОГО АНАЛИЗА

T. O. SALTYKOVSKAJA, G. G. GERASIMENKO, V. S. IPATOV. ECOTOPICAL CHARACTERIZATION OF SWAMPY PINE FORESTS IN THE NORTH-WESTERN RUSSIA USING PRINCIPAL COMPONENT ANALYSIS

Анализ главных компонент используется для классификации экотопов сфагновых сосняков и выделения экотопических систем ассоциаций. 1-й фактор (определяющий 25 % общего варьирования) интерпретирован как почвенное богатство, 2-й фактор (21 % общего варьирования) интерпретирован как влажность; 3-й фактор — кислотность и 4-й фактор — механический состав минеральных горизонтов определяют по 16 % варьирования. По результатам факторного анализа с учетом состава доминантов, структуры сообществ и бонитетов выделено 14 экотопических систем сфагновых сосновых и граничащих с ними сосново-еловых и еловых сфагновых лесов, экотопы которых объединяются в 5 групп: экотопы с атмосферным слабопроточным увлажнением, экотопы с преимущественно атмосферным застойным увлажнением, экотопы с атмосферно-грунтовым режимом увлажнения, экотопы с атмосферно-грунтовым проточным режимом увлажнения, экотопы с участием в водно-минеральном питании грунтовых напорных вод.

Ключевые слова: сфагновые сосняки, экотоп, экотопическая система ассоциаций, северо-запад России.

В настоящее время повышен интерес исследователей к проблемам сукцессионной динамики лесных сообществ. Изучение процессов развития лесных сообществ, изменения видового состава и структурных изменений сообществ в ходе сукцессионных смен имеет большое значение для выработки успешной стратегии лесопользования и сохранения биоразнообразия (Linder, 1997; Angelstam, 1997). С позиций динамического подхода к типологии лесов тип леса включает в себя все возможные состояния лесных сообществ в условиях одного экотопа (Ипатов, 1990; Ипатов и др., 1991; Ипатов и др., 1996). Тип местообитания и режим характерных для него естественных нарушений формируют состав и структуру лесных сообществ (Angelstam, 1996). Неоднородность условий местообитания (неодинаковые экотопы) является первым фактором, определяющим разнообразие сообществ. Следующим фактором, определяющим разнообразие сообществ, является восстановительная и климаксовая динамика сообществ. Вследствие этого нам представляется важной проблема классификации экотопов лесных сообществ. Данная работа является первым этапом исследований процессов автогенной восстановительной динамики в заболоченных сосновых лесах северо-запада России и построения их динамической классификации.

Объектом исследования являются сфагновые сосняки с хорошо выраженным древесным ярусом сосны *Pinus sylvestris*[1] преимущественно лесной формы и доминированием сфагновых мхов в напочвенном покрове. Занимая преимущественно экотонные зоны, сфагновые сосняки характеризуются большим разнообразием, выраженным прежде всего в разнообразии доминантов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Описан широкий спектр сообществ от олиготрофных до мезотрофных и мезоевтрофных с различными режимами увлажнения. Доминантами травяно-кустарничкового яруса могут быть лесные кустарнички (*Vaccinium myrtillus*), болотные кустарнички, влаголюбивые травы и осоки. Для того чтобы уточнить экотопическую границу сосны и ели в заболоченных экотопах, помимо сфагновых сосняков в анализ включены также граничащие с ними сфагновые ельники. Используя принципы эколого-фитоценотического подхода и опираясь главным образом на доминанты, мы выделили около 40 ассоциаций сфагновых сосняков. При классификации учитывали также экологически яркие виды, структуру всех ярусов сообществ. Некоторые из ассоциаций встречаются редко и представлены единичными описаниями. Часть из них характеризуется вторичными изменениями экотопов в результате осушения. Столь большое разнообразие приводит к необходимости ординации сообществ по факторам среды и классификации экотопических условий. Представляют интерес следующие задачи: выявить разнообразие экотопических условий сфагновых сосняков; проанализировать различные экотопические параметры и выяснить, какие из них наиболее существенны при выделении экотопов; сравнить экотопические условия разных ассоциаций и объединить ассоциации со сходными экотопами в типы леса, а также выявить типы леса со сходными экотопами. Для решения поставленных задач использовали факторный анализ (метод главных компонент).

---

[1] Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1995).

Материалы и методы исследования

Материал исследований включает в себя 240 геоботанических описаний сфагновых лесов, преимущественно сосновых, для районов Ленинградской, Вологодской областей и Карелии (южная и средняя тайга). Помимо сосняков описано некоторое количество сфагновых ельников, которые развиваются в смежных экотопических условиях и часто образуют со сфагновыми сосняками пространственный градиент. В дополнение к стандартной методике геоботанического описания на каждой пробной площади брали керны деревьев для определения возрастного состояния и бонитета, а также делали описание почвенного профиля и брали образцы для анализов.

Одним из методов ординации, довольно широко используемым в фитоценотических исследованиях, является анализ главных компонент, который позволяет выделять оси максимального варьирования и определять вклад каждого фактора в это варьирование. Анализ чаще всего ведется по видам, при этом неравномерность размещения видов может быть вызвана случайностью, социальными отношениями растений и неоднородностью среды. В последнем случае для экологической интерпретации основных факторов удобно применять результаты ординации с использованием экологических шкал. Анализ главных компонент часто используют в сочетании с кластерным анализом для классификации растительности (Pignatti, Pignatti, 1994), для выявления различий в растительности ненарушенных и нарушенных (например, вспаханных) участков (McPherson, 1994) и изучения динамики этих различий, для изучения мозаики напочвенного покрова (Ястребов, 1991). Анализ главных компонент может применяться и для более специальных целей: определения жизненности подроста (Oreshkin et al., 1997), выделения типов структурной организации кустарников (Guillen, 1994). Одно из наиболее стандартных применений метода — для уменьшения размерности пространства исходных признаков (чаще всего признаков среды) и выяснения наиболее информативных признаков (Герасименко и др., 1995).

Мы использовали анализ главных компонент для изучения закономерностей варьирования сообществ сфагновых сосняков в факторном пространстве по экотопическим признакам. Расчеты производились в программном пакете STATISTICA. В основу вычислений положена корреляционная матрица. Из анализа на данном этапе были исключены ассоциации, представленные небольшим числом описаний и являющиеся уникальными или не относящиеся к рассматриваемой группе сфагновых сосняков, а также ассоциации, развивающиеся под влиянием осушения. В итоге анализ проводили по 20 ассоциациям (198 пробных площадей).

Характер нижних ярусов определяется не только экотопом, но и биотопом, который может несколько различаться на разных сукцессионных стадиях. Для того

ТАБЛИЦА 1

Средние значения экотопических признаков и бонитета древостоя для ассоциаций сфагновых сосняков

Признак	Номер ассоциации																				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
	Число пробных площадей																				
	6	12	8	7	11	2	4	5	7	25	46	6	3	8	4	15	2	8	2	10	5
Мощность торфа, см	31.2	24.3	22.1	22.7	77.8	19.5	17.5	35.8	67.3	85.5	85.6	58.8	96.0	107.5	78.3	61.7	36.5	48.5	20.5	47.2	80.0
Вид торфа, баллы	2.0	1.5	1.6	1.4	1.6	1.5	1.3	1.2	1.0	1.3	1.2	1.5	1.0	1.2	1.0	1.0	1.0	1.3	1.5	1.0	1.2
Тип торфа, баллы	2.5	2.0	1.9	1.9	1.8	2.5	2.5	2.7	1.0	1.0	1.0	1.0	1.3	1.2	2.0	1.7	2.0	2.0	2.0	2.0	2.2
Степень разложения торфа, %	27.0	18.4	19.3	15.3	17.7	22.5	38.3	26.0	15.6	12.7	16.4	10.0	9.3	11.8	12.0	16.3	14.0	20.9	18.0	12.4	35.0
Зольность верхнего торфяного горизонта, %	6.6	9.6	8.3	7.0	5.0	8.6	12.6	17.7	4.5	3.7	6.9	4.5	3.4	6.0	5.4	5.0	10.7	8.5	18.1	7.5	7.3
pH верхнего торфяного горизонта	3.1	2.9	3.0	3.1	2.8	3.3	3.5	3.9	2.5	2.6	2.6	3.0	2.8	2.9	2.9	3.0	3.1	3.2	3.1	3.4	3.4
Зольность нижнего торфяного горизонта, %	33.5	14.9	26.0	52.2	2.5					8.3	3.0		17.6	1.7	4.4	10.3	47.1	5.9		14.9	3.8
pH нижнего торфяного горизонта	3.3	3.2	3.0	3.7	3.0			4.1		2.7	2.7		3.2	5.4	2.9	3.1	4.2	2.7		3.1	2.4
Содержание физической глины в горизонте под торфом, %	9.4	7.3	7.4	7.3	2.3	2.0	5.5	65.6	2.0	2.0	8.5	1.5	18.0			11.6	8.5	5.0	11.0	4.3	4.8
pH минерального горизонта под торфом	4.0	4.0	3.8	3.7	3.2	4.6	4.0	4.2	2.7	3.8	3.6	3.8	3.4			3.5	4.6	2.6	4.2	3.1	3.0
Содержание физической глины в горизонте B, %	2.8	7.5	6.1	6.9	5.3	5.5	8.3	65.6	2.0	4.3	13.1	4.0	18.0			12.0	7.0	4.5	13.0	5.1	5.6
pH горизонта B	4.3	4.4	4.2	4.0	3.8	4.6	4.3	4.2	2.7	3.9	3.7	4.0	3.4			3.8	4.4	3.1	4.2	3.2	3.1
Степень увлажнения по шкале Раменского, баллы	77.0	77.3	78.3	77.9	80.5	76.0	80.3	81.2	81.0	81.5	82.0	82.0	83.0	82.0	81.0	82.0	82.0	81.9	82.5	84.3	84.6
Общий бонитет сосны по площади сечения ствола		4.3	4.8	4.8	4.1	3.5	5.0	3.8	1.9	2.8	3.0	2.8	2.9	2.6	3.5	3.7	3.5	4.2	4.5	3.7	3.4
Текущий бонитет сосны за последнее десятилетие по площади сечения		4.2	4.2	4.0	3.7	3.2	4.0	4.1	2.4	3.3	3.5	3.2	2.7	2.9	3.6	3.2	2.8	3.3	2.6	2.9	2.9

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Признак	Номер ассоциации																				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
	Число пробных площадей																				
	6	12	8	7	11	2	4	5	7	25	46	6	3	8	4	15	2	8	2	10	5
Текущий бонитет сосны за предпоследнее десятилетие по площади сечения		4.0	4.3	4.3	4.3	3.4	4.2	4.1	2.4	3.3	3.7	3.6	3.3	2.8	4.1	4.1	3.4	3.9	3.8	3.9	3.6
Общий бонитет ели по площади сечения ствола	3.7	2.9	2.5	1.8	2.1	3.5	2.6	0.8		1.4	0.7					1.8	1.9		2.5	0.1	0.2
Текущий бонитет ели за последнее десятилетие по площади сечения	5.6	4.6	2.4	2.2	2.8	3.3	2.4	1.3		2.0	1.6					1.6	1.2		1.8	0.1	0.3
Текущий бонитет ели за предпоследнее десятилетие по площади сечения	4.2	3.3	2.4	1.7	2.6	3.6	2.7	1.2		1.8	1.4					1.3	1.3		2.2	0.1	0.3

Примечание. Номера ассоциаций соответствуют приведенным в тексте; тип торфа: 1 — верховой, 2 — переходный, 3 — низинный; вид торфа: 1 — топяной, 2 — лесо-топяной, 3 — лесной. Значения бонитета приведены по 10-балльной шкале; условия произрастания улучшаются с возрастанием бонитета (Ипатов и др., 1995).

чтобы исключить влияние биотопа, экотопический анализ проводили непосредственно по прямым экотопическим показателям. Признаками, по которым проводили анализ, являлись следующие (табл. 1): мощность торфа, тип торфа, вид торфа (лесной, лесо-топяной, топяной, что отражает степень дренированности), зольность и кислотность торфа в верхнем горизонте, зольность и кислотность в нижележащем торфяном горизонте, содержание физической глины в горизонте под торфом и в иллювиальном горизонте, кислотность в горизонте под торфом и в иллювиальном горизонте. В случае, когда мощность торфа составляла более 110—150 см и минеральный горизонт не был обнаружен, содержание физической глины приравнивалось к нулю. Для каждой растительной ассоциации были вычислены средние значения экотопических признаков, которые использованы далее в факторном анализе.

Причины различий болотных биогеоценозов связаны прежде всего с особенностями водного питания, величиной напора, проточностью и минерализацией воды (Орлов, 1980, 1991). Гидрологический режим болот является сложным комплексным фактором, который находится под воздействием основных компонентов ландшафта: рельефа и четвертичных отложений, подземных вод, почв, напочвенного растительного покрова, гидрографической сети. К сожалению, оценить количественно показатели гидрологического режима при данной методике сбора материала достаточно сложно, тем более что водный режим сильно изменяется в течение вегетационного сезона и от года к году. Поэтому в качестве характеристики увлажнения мы использовали степень увлажнения по шкале Раменского (Раменский и др., 1956), рассчитанную по медианам амплитуд видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов.

Важным комплексным показателем экотопических условий в сообществе является показатель жизненности древостоя — бонитет. Поскольку бонитет является косвенным показателем экотопических условий, мы не включили его в качестве экотопического признака в систему признаков, используемых в анализе главных компонент. Однако этот показатель был нами рассчитан. Для каждого сообщества бонитет рассчитан как среднее значение бонитета господствующих модельных деревьев. Была использована 10-балльная шкала, в которой принята обратная нумерация классов (Ипатов и др., 1995).

Результаты и обсуждение

Используя доминантный подход к типологии, выделили 21 растительную ассоциацию.[2]

1. Picea abies – Dryopteris carthusiana + Vaccinium myrtillus – Sphagnum girgensohnii;
2. Picea abies – Vaccinium myrtillus – Sphagnum girgensohnii;
3. Picea abies + Pinus sylvestris – Vaccinium myrtillus – Sphagnum girgensohnii;
4. Picea abies + Pinus sylvestris – Vaccinium myrtillus – Sphagnum angustifolium + S. girgensohnii;
5. Pinus sylvestris – Ledum palustre + Vaccinium myrtillus – Sphagnum angustifolium;
6. Picea abies – Equisetum sylvaticum – Sphagnum girgensohnii;
7. Picea abies + Pinus sylvestris – Equisetum sylvaticum – Sphagnum girgensohnii;
8. Pinus sylvestris – Equisetum sylvaticum – Sphagnum girgensohnii;
9. Pinus sylvestris – Ledum palustre – Polytrichum strictum;
10. Pinus sylvestris – Ledum palustre – Pleurozium schreberi + Sphagnum russowii + S. angustifolium;
11. Pinus sylvestris – Ledum palustre – Sphagnum russowii + S. angustifolium;
12. Pinus sylvestris – Calluna vulgaris – Sphagnum nemoreum;
13. Pinus sylvestrus – Eriophorum vaginatum + Rubus chamaemorus – Sphagnum angustifolium;
14. Pinus sylvestris – Ledum palustre + Rubus chamaemorus – Sphagnum angustifolium;
15. Pinus sylvestris – Rubus chamaemorus – Sphagnum angustifolium;
16. Pinus sylvestris – Eriophorum vaginatum – Sphagnum fallax + S. angustifolium;
17. Pinus sylvestris – Phragmites australis – Sphagnum fallax + S. angustifolium;
18. Pinus sylvestris – Carex globularis + C. nigra – Sphagnum fallax + S. angustifolium;
19. Pinus sylvestris – Calamagrostis canescens – Sphagnum fallax + S. angustifolium + S. girgensohnii;
20. Pinus sylvestris – Carex lasiocarpa – Sphagnum fallax + S. angustifolium;
21. Pinus sylvestris – Calla palustris – Sphagnum fallax.

Наиболее интерпретируемые результаты в анализе главных компонент были получены при ортогональном вращении Varimax normalized. Анализ нагрузок экотопических признаков на факторы (табл. 2) позволяет выделить 2 основных фактора, которые объясняют почти половину от общего варьирования. 1-й фактор, определяющий 25 % общего варьирования, может быть интерпретирован как почвенное богатство: наибольшие нагрузки на этот фактор дали тип торфа, степень разложения торфа, его зольность, кислотность и отрицательно связанная с ними мощность торфа. 2-й фактор, определяющий 21 % общего варьирования, мы интерпретировали как влажность верхних почвенных горизонтов: наибольшие нагрузки на этот фактор имеют степень увлажнения по шкале Раменского и отрицательно связанный с ней вид торфа. Таким образом, ведущими экотопическими параметрами, обусловливающими разнообразие сфагновых сосняков, являются характеристики богатства и влажности верхнего торфяного горизонта и мощность торфа. Кислотность и механический состав минеральных горизонтов оказывают меньшее влияние на разнообразие растительности в заболоченных экотопах. Эти признаки соответствуют 3-му и 4-му факторам, определяют по 16 % варьирования каждый и сложнее поддаются анализу из-за различной глубины залегания минерального горизонта. Как правило, маломощные торфа подстилаются менее кислым минеральным горизонтом. Механический состав минеральных горизонтов варьирует слабо. В большинстве случаев торфа

---

[2] Названия типов леса и ассоциаций даны по следующей схеме: доминанты разных ярусов соединены знаком «–», содоминирующие виды одного яруса — знаком «+», при большом числе доминантов в одном ярусе в названии приведен один или два наиболее характерных вида из этой группы доминантов.

ТАБЛИЦА 2

Факторные нагрузки экотопических признаков

Признак	Фактор			
	1	2	3	4
Мощность торфа	**−0.65**	−0.53	0.16	−0.24
Вид торфа	0.14	**0.85**	0.07	−0.07
Тип торфа	**0.86**	0.29	0.01	0.03
Степень разложения торфа	**0.77**	0.20	0.06	−0.36
Зольность верхнего торфяного горизонта	**0.71**	0.08	−0.25	0.30
pH верхнего торфяного горизонта	**0.90**	−0.08	0.02	0.08
Зольность нижнего торфяного горизонта	0.17	0.34	−0.26	**0.55**
pH нижнего торфяного горизонта	−0.13	−0.12	0.25	**0.84**
Содержание физической глины в горизонте под торфом	0.06	0.00	**−0.94**	0.05
pH минерального горизонта под торфом	0.19	0.51	−0.18	**0.67**
Содержание физической глины в иллювиальном горизонте	0.01	−0.10	**−0.96**	−0.03
pH иллювиального горизонта	0.24	0.66	−0.11	**0.56**
Степень увлажнения по шкале Раменского	−0.06	**−0.90**	−0.13	−0.16
Процент от общего варьирования, приходящийся на фактор	25	21	16	16

подстилаются легкими по механическому составу горизонтами — песками и супесями.

Проанализировали изменение бонитета сосны по площади сечения в осях 1-го и 2-го факторов. Обнаружена тесная зависимость общего бонитета по площади сечения от факторов. Эту зависимость можно аппроксимировать прямыми (рис. 1). Линейная корреляция бонитета и 1-го фактора составила 0.66. 2-й фактор обнаруживает более низкую корреляцию — 0.4. Следовательно, бонитет сосны увеличивается на более богатом переходном торфе небольшой мощности, где сохраняется минеральное питание. Корреляция бонитета и мощности торфа составляет –0.7. Бонитет сосны максимален (4.5—5.0) в сосняках с елью чернично-сфагновых, сосняках с елью хвощово-сфагновых и в сосняках вейниково-сфагновых, где мощность торфа не превышает 30 см и имеет место минеральное питание. Оценки бонитета несколько снижаются в сосняках чернично-сфагновых и мелкоосоково-сфагновых (4—4.5), где мощность торфа увеличивается и ухудшается водный режим. В сосняках хвощово-, тростниково-, крупноосоково-, белокрыльниково-сфагновых, характеризующихся последовательным увеличением обводненности, и в сосняках пушицево- и морошково-сфагновых, характеризующихся увеличением олиготрофности наряду с некоторым увеличением обводненности, бонитет снижается до 3—4 баллов. Минимальных значений бонитет достигает в наиболее олиготрофных кустарничково-сфагновых ассоциациях, где он не превышает 3 баллов.

На основе результатов ординации ассоциаций в пространстве 1-го и 2-го факторов (рис. 2), а также с учетом видового состава и строения ассоциации объединены в 14 типов леса (экотопических систем ассоциаций), которые в свою очередь относятся к 5 группам экотопов.

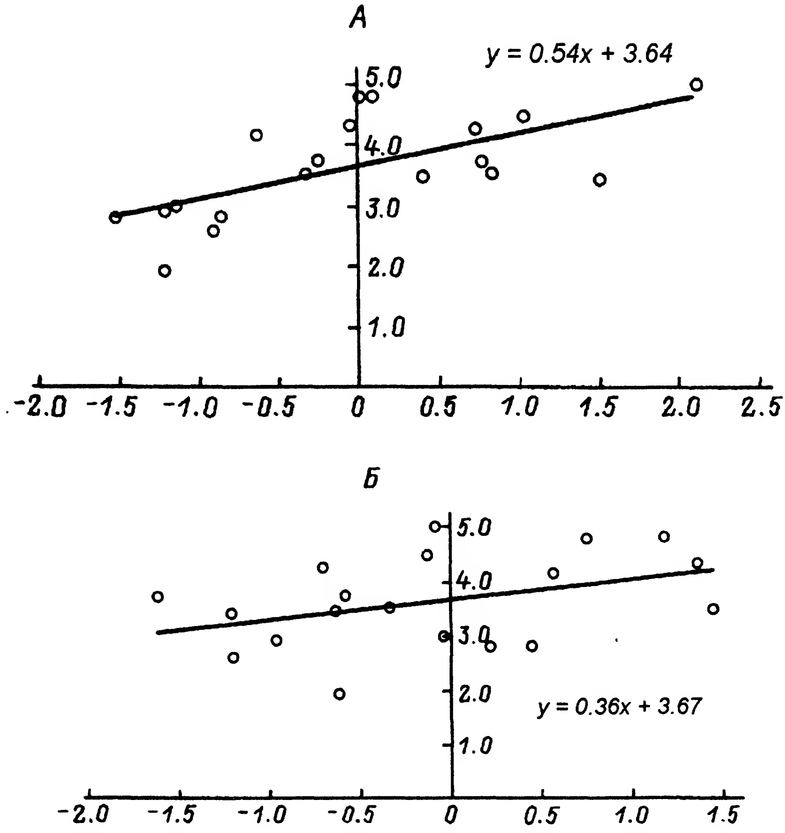


Рис. 1. Зависимость бонитета от основных факторов: от 1-го фактора (*А*) и 2-го — (*Б*).

По вертикальным осям — бонитет, баллы; по горизонтальным осям — значения факторов.

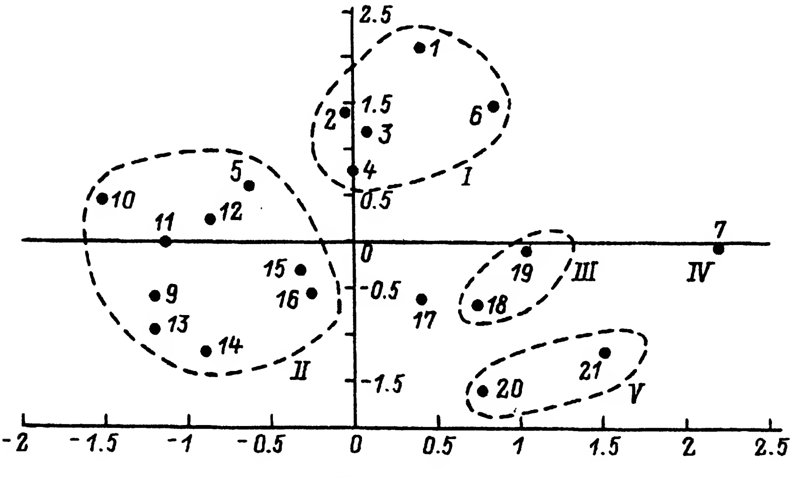


Рис. 2. Распределение ассоциаций в пространстве 1-го и 2-го факторов.

1 — *21* — номера ассоциаций (см. табл. 1). *I*—*V* — группы экотопов. По горизонтальной оси — фактор 1, по вертикальной — фактор 2.

I. Группа экотопов еловых и елово-сосновых сфагновых лесов с атмосферным слабопроточным увлажнением

Эти экотопы характеризуются слабопроточным питанием атмосферной водой или верховодкой (Пьявченко, 1956). Почвы торфянисто-подзолистые, торфяно(торфянисто)-глеевые и торфяные переходного типа, по механическому составу варьируют — могут встречаться супеси, суглинки (Ниценко, 1960; Пьявченко, 1963), недостаточно и слабо дренированные двучленные наносы или пески (Дыренков, Федорчук, 1975). Лесовосстановление в этой группе происходит через сосну, березу (Виликайнен, Кучко, 1974), могут образовываться смешанные елово-березовые древостои. Для вырубок характерен сфагновый, долгомошно-сфагновый (Пьявченко, 1956), осоково-долгомошно-сфагновый (Дыренков и др., 1969) покров.

Тип леса 1. Picea abies – Vaccinium myrtillus – Sphagnum girgensohnii (асс. 1 и 2). Сообщества занимают пониженные равнинные части водоразделов, нижние части склонов, слабопроточные западины и крупные депрессии. Данный тип занимает наиболее сухие экотопы среди описанных сообществ с торфом среднего богатства (мезотрофным и олигомезотрофным) небольшой мощности (до 30 см). Эти сообщества развиваются в процессе поверхностного заболачивания чернично-зеленомошных ельников. Чернично-сфагновые ельники встречаются также на мощных (до 2.5 м) слабокислых мезотрофных и олигомезотрофных торфяниках, они развиваются при нарастании сфагновых мхов в сфагново-травяных подтопленных ельниках и выходе их из сферы грунтового питания (Пьявченко, 1963). Древостои еловые с небольшой примесью березы и иногда сосны, в основном разновозрастные. Возобновление и подрост преимущественно еловый. Описаны также еловые и елово-сосновые молодняки. Лесовосстановление в чернично-сфагновых ельниках может идти через березу (Абатуров, 1988) и через сосну (Нешатаев, 1985; Самбук, 1987). По видовому составу сообщества довольно бедны, в примеси к *Vaccinium myrtillus* встречаются *V. vitis-idaea* и *Dryopteris carthusiana* или *Carex globularis*, редко и в очень небольшом обилии *Maianthemum bifolium* и др.

Тип леса 2. Picea abies + Pinus sylvestris – Vaccinium myrtillus – Sphagnum girgensohnii (асс. 3 и 4). Сообщества занимают более влажные местообитания и представляют собой следующую стадию в эколого-фитоценотических рядах заболачивания сосняка чернично-зеленомошного. Мощность торфа также невелика. Почвы торфянисто-подзолисто-глеевые, песчаные и супесчаные. Ель здесь находится на своей экотопической границе и образует смешанные с сосной насаждения, устойчиво сосуществуя с сосной в климаксовых сообществах в виде примеси при условии невысоких темпов прогрессирующего заболачивания. Жизненность ели в этом экотопе низкая, ее бонитет на 2—3 балла ниже бонитета сосны. Древостои елово-сосновые одновозрастные и разновозрастные, возраст ели примерно равен возрасту сосны или ниже. Угнетенная ель встречается в подросте. Основные виды травяно-кустарничкового яруса — *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Carex globularis*, единично могут встречаться виды елового мелкотравья, болотные кустарнички, некоторые осоки (*Carex canescens*, *C. nigra*).

Тип леса 3. Picea abies – Equisetum sylvaticum – Sphagnum girgensohnii (асс. 6). Данный тип занимает сухие экотопы с минимальной мощностью торфа (20 см), но несколько более богатые, чем ельники чернично-сфагновые, и характеризующиеся лучшей проточностью. Сообщества этого типа описаны по узким окрайкам мезотрофных травяно-осоковых болот. Этот тип может также занимать верхушки логов, слабопроточные промежутки между болотами, едва заметные понижения пологих склонов, слабопроточные широкие ложбины и выровненные участки водоразделов с затрудненном стоком. Увлажнение избыточное и характеризуется некоторой проточностью. Питание в основном атмосферное. Почвы торфянисто-подзолистые и торфянисто-перегнойно-глеевые. В сухие периоды почва быстро освобождается от верховодки из-за системы вертикальных трещин. Древостои еловые разновозрастные, иногда с примесью березы и сосны, подрост еловый. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Equisetum sylvaticum* с примесью *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, менее обильны виды елового мелкотравья (*Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaeus*, *Linnaea borealis*, *Rhamishia secunda*), *Carex canescens*, *Calamagrostis* sp., *Melampyrum pratense* и др. Лесовосстановление в данном типе происходит без смены пород, с большой долей участия березы и (по наиболее дренированным местам) осины при условии сохранения предгенеративной части древостоя. После пожаров возможно восстановление через березу; при этом в производных березняках исчезает синузия хвоща и уменьшается покрытие мхов (Абатуров и др., 1982; Абатуров, 1988).

II. Группа экотопов олиготрофных и олигомезотрофных сфагновых сосняков преимущественно с атмосферным застойным увлажнением

Сюда относятся начальные стадии поверхностного заболачивания и некоторые стадии развития верховых болот со значительной мощностью торфа. Почвы торфянисто-подзолисто-глеевые, торфянисто-глеевые, торфяные верхового типа.

Тип леса 4. Pinus sylvestris – Vaccinium myrtillus – Sphagnum angustifolium (асс. 5). Он занимает еще несколько более влажные и бедные экотопы в черничном ряду. Мощность торфа может достигать 1 м и более. Торфа, как правило, верхового типа. Древостои сосновые, одновозрастные. Бонитет сосны снижается с 4.8 в сосняке с елью чернично-сфагновом до 4.1 в сосняке чернично-сфагновом. Примесь ели практически отсутствует. В травяно-кустарничковом ярусе с доминированием *Vaccinium myrtillus* встречаются также *V. vitis-idaea*, *Carex globularis*, начинают появляться болотные виды — *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*, *Chamaedaphe calyculata*, *Oxycoccus palustris*, *Rubus chamaemorus*, *Eriophorum vaginatum* и др.

Тип леса 5. Pinus sylvestris – Ledum palustre – Sphagnum russowii + S. angustifolium (асс. 9—14). Он занимает наиболее бедный экотоп с верховыми наиболее кислыми торфами мощностью 1 м и более или маломощными верховыми торфами на бедных песчаных подзолах и граничит с болотными ассоциациями (Салтыковская, 1998). Сообщества занимают недренированные участки водоразделов и наиболее дренированные участки верховых болот. Кислотность максимальна для сфагновых сосняков, pH не превышает 3. Древостои сосновые одновозрастные и разновозрастные. Бонитет этой экотопической системы минимальный для сфагновых сосняков и составляет в среднем 2.9 (Герасименко и др., 1998). «Ledum palustre» в названии типа леса условно обозначает группу содоминирующих болотных кустарничков, в которую также входят *Vaccinium uliginosum*, *Chamaedaphne calyculata*, *Rubus chamaemorus*. Соотношение обилия этих видов может быть различным. Для *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum* и *Chamaedaphne calyculata* показано, что они являются фитоценотически замещаемыми видами (Самбук, 1987), поэтому сообщества с их доминированием можно относить к одному типу леса. На наш взгляд, сюда можно отнести также сообщества с доминированием морошки. Морошка в целом обладает достаточно широкой экологической амплитудой и может доминировать как в олиготрофных сосняках, так и в мезотрофных сосняках и ельниках на переходных неглубоких торфах (Дыренков, Федорчук, 1975). Сообщества с доминированием морошки на мощных олиготрофных торфяниках слабо отличаются по составу и структуре от сообществ с доминированием других болотных кустарничков; *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Chamaedaphne calyculata*, *Eriophorum vaginatum* также встречаются на этих участках. Достаточно обширные пятна доминирования морошки могут объясняться вегетативной подвижностью вида.

Тип леса 6. Pinus sylvestris – Rubus chamaemorus – Sphagnum angustifolium (асс. 15). Он развивается в несколько более богатых условиях на мощных переходных торфах по окрайкам верховых болот или в небольших межгрядовых болотах. Древостои сосновые разновозрастные. По сравнению с кустарничково-сфагновыми сосняками сообщества более сомкнутые — сомкнутость не ниже 0.6—0.7, в то время как в разновозрастных кустарничково-сфагновых сосняках сомкнутость варьирует от 0.35 до 0.75. Травяно-кустарничковый ярус с доминированием *Rubus chamaemorus* образован и другими болотными кустарничками, а также *Eriophorum vaginatum*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, может единично встречаться *Phragmites australis*.

Тип леса 7. Pinus sylvestris – Eriophorum vaginatum – Sphagnum fallax + S. angustifolium (асс. 16). Этот тип также встречается на олигомезотрофных торфах в среднем большой мощности (60 см), хотя мощность может варьировать от 30 см до 1 м и более. В случае маломощных торфов они подстилаются супесями. Экотоп характеризуется значительным обводнением. В пушицевых и морошковых сосняках торфа характеризуются несколько большей трофностью, чем в кустарничковых сосняках, и, возможно, формируются при некотором участии безнапорных грунтовых вод, которые при разгрузке с минерального берега растекаются в пределах некоторой площади. Древостои сосновые, одновозрастные и разновозрастные, сомкнутостью 0.3—0.85. В травяно-кустарничковом ярусе с доминированием *Eriophorum vaginatum* также встречаются кустарнички болотной группы, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Carex globularis*, *Melampyrum pratense* и др. В данном случае пушица индицирует один из экотопов климаксовых сфагновых сосняков. Показано (Salonen, 1994), что она может являться инициальным видом и разрастаться в большом обилии на кислом торфе большой мощности и низкой зольности (3—5 %) с высоким содержанием растворимого фосфора и азота в форме нитрата аммония при торфоразработках.

III. Группа экотопов мезотрофных сфагновых сосняков с атмосферно-грунтовым типом питания

Водно-минеральное питание этих участков осуществляется при участии безнапорных грунтовых вод, которые разгружаются с минерального берега в болото на его границе и в пределах мелкозалежных окраек путем фильтрации по деятельному гидрологическому горизонту торфа. Разгрузка грунтовых вод в болото происходит в виде пластового выклинивания, обычно безнапорного или со слабым местным напором. Воды фильтрационного потока обычно слабоминерализованы (Орлов, 1991). Сообщества развиваются на мезотрофном торфе и встречаются в нижних частях пологих склонов, на переходе от суходола к болоту.

Тип леса 8. Pinus sylvestris – Carex globularis + C. nigra – Sphagnum fallax + S. angustifolium + S. girgensohnii (асс. 18). Данный тип развивается на мезотрофных торфах средней мощности (50 см), встречается в краевых частях болотных массивов. Древостой сосновый одновозрастный и разновозрастный, сомкнутость 0.5—0.9. Напочвенный покров образован *Carex globularis*, *C. nigra*, *C. canescens*, *Eriophorum vaginatum*, *Juncus filiformis*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, единично могут встречаться болотные кустарнички.

Тип леса 9. Pinus sylvestris – Calamagrostis canescens – Sphagnum fallax + S. angustifolium (асс. 19). Он встречается еще в несколько более богатом и сухом экотопе на маломощном (всего 20 см) мезотрофном торфе. Почвы торфянисто-подзолисто-глеевые. Тип представлен узкими полосами на переходе от суходола к мезотрофным болотам. Водное питание атмосферно-грунтовое. Водный режим более застойный по сравнению с таковым в хвощовых ассоциациях. Древостой сосновый одновозрастный с примесью березы, сомкнутость 0.6—0.9. Травяно-кустарничковый ярус довольно разнообразен и характеризуется хорошо выраженной комплексностью. В качестве примеси к *Calamagrostis canescens* могут встречаться *Carex lasiocarpa*, *C. nigra*, *C. chordorhiza*, *C. canescens*, *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, на пристволовых повышениях — *Vaccinium uliginosum* и лесные кустарнички. Вейниково-сфагновые сосняки описаны также в Московской обл. как коренной тип, развивающийся в западинах с застойной влагой, с атмосферно-грунтовым питанием, где мощность торфа не превышает 100 см (Коновалов, 1929). В качестве его кратковременно-производного типа описан березняк вейниково-сфагновый.

IV. Группа экотопов мезотрофных сфагновых сосново-еловых и сосновых лесов с атмосферно-грунтовым проточным типом питания

Экотопы этой группы характеризуются обильным увлажнением при сохранении проточности водного режима. Сообщества развиваются на переходе от суходола к болоту и в проточных котловинах на мезоевтрофных торфах небольшой мощности. Почвы торфянисто-глеевые и торфянисто-подзолисто-глеевые.

Тип леса 10. Picea abies + Pinus sylvestris – Equisetum sylvaticum – Sphagnum girgensohnii (асс. 7). Сообщества развиваются на наиболее богатых мезоевтрофных торфах минимальной мощности (17 см). Влажность повышена по сравнению с ельниками хвощово-сфагновыми. Для древостоя сохраняются условия минерального питания. Бонитет сосны в этом типе максимален для сфагновых сосняков и составляет 5 баллов. Сообщества представлены узкими полосами на переходе от суходола к болоту. Древостои смешанные елово-сосновые с примесью березы, одновозрастные, с возрастом до 100 лет. В напочвенном покрове помимо *Equisetum sylvaticum*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* встречаются виды таежного мелкотравья, осоки (*Carex canescens*, *C. nigra* и др.) и влаголюбивые травы, такие как *Lyzimachia vulgaris*, *Viola palustris*, *Galium palustre* и др. Возможно, экотопические различия с ельником хвощово-сфагновым не столь значительны, и может произойти смена сосны на ель. Этот вопрос требует дальнейшего уточнения.

Тип леса 11. Pinus sylvestris – Equisetum sylvaticum – Sphagnum girgensohnii (асс. 8). Занимает более влажные местообитания в хвощовом ряду. Эта ассоциация не была использована в анализе главных компонент из-за не совсем понятного экотопического положения. Торфа богатые, мезоевтрофные, мощность около 35 см. Местообитание характеризуется поверхностным стоком по подстилающим торф тяжелым минеральным горизонтам. Почвы торфянисто-глеевые тяжелосуглинистые. Сообщества развиваются в верхних частях небольших сточных котловин. Древостои сосновые, сомкнутость 0.8—0.9, одновозрастные и разновозрастные, с примесью березы. Тип леса характеризуется достаточно разнообразным видовым составом. Встречаются *Carex globularis*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, другие виды еловых свит, *Comarum palustre*, *Calamagrostis canescens*, *Galium palustre*, *Equisetum fluviatile* и др.

V. Группа экотопов сфагновых сосняков, развивающихся при участии грунтово-напорного водного питания

Эти сообщества могут развиваться на участках с разгрузкой напорных вод на периферии болот и с прилегающих минеральных берегов и участках болот с площадной разгрузкой через минеральное дно. Зона грунтового питания часто может перекрываться с зоной транзита, которая представлена на болотах отдельными участками, где наблюдается постоянный или периодический поверхностный сток. На участках с обильно проточным режимом увлажнения, когда зона транзита частично перекрывает зону питания и в составе вод поверхностного стока значительную долю занимают грунтовые и подземные воды с высокой минерализацией, формируются смешанные древостои из ели, сосны, березы и даже черной ольхи с доминированием влаголюбивых трав (вахта, сабельник, белокрыльник, тростник) и осок (Орлов, 1991). При более бедных водах зоны транзита и более слабой проточности формируются чисто сосновые древостои тростниково-сфагновые. Осоково-сфагновый покров может образовываться в условиях резкопеременного режима поверхностного стока.

Тип леса 12. Pinus sylvestris – Phragmites australis – Sphagnum fallax + S. angustifolium (асс. 17). Занимает несколько более богатый экотоп по сравнению с типом 7 и развивается на переходном мезотрофном торфе с более высокой зольностью (11 %). Экотоп значительно обводнен, но мощность торфа здесь, как правило, невелика и составляет в среднем 35 см. Почва торфянисто-глеевая. Древостои сосновые с небольшой примесью березы, сомкнутость 0.6—0.8. Положение этого типа на ординационной диаграмме, по-видимому, не очень точное, поскольку тип представлен очень небольшим числом пробных площадей. Обработка большего массива данных позволит уточнить экотопическое положение типа. Не полностью обработанные данные последнего полевого сезона свидетельствуют о том, что тростниково-сфагновые сосняки могут встречаться и на глубоких торфах, а также могут характеризоваться очень большим видовым разнообразием — до 35 видов на пробную площадь, что подтверждает богатство водно-минерального питания. Значительную роль в сложении травяно-кустарничкового яруса могут играть также *Calamagrostis canescens*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Oxycoccus palustris*, *Carex lasiocarpa* и другие осоки (*C. chordorhiza*, *C. dioica*, *C. pauciflora*), *Comarum palustre*, *Rubus chamaemorus*, иногда увеличивается роль кустарничков — *Vaccivium myrtillus* и *V. uliginosum*.

Тип леса 13. Pinus sylvestris – Carex lasiocarpa – Sphagnum fallax + S. angustifolium (асс. 20). Развивается в сильно обводненном экотопе на мезотрофных торфах с высокой зольностью (7.5 %) и средней мощностью (около 50 см). Почвы торфяно-глеевые. Древостои сосновые с небольшой примесью березы, сомкнутость 0.5—0.9, одновозрастные и разновозрастные, с небольшим абсолютным возрастом сосны (до 150 лет). Помимо *Carex lasiocarpa* травяно-кустарничковый ярус образован также *C. acuta*, *C. nigra*, *C. rostrata*, *C. vesicaria*, *C. canescens*, *C. chordorhiza*, *Comarum palustre*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Equisetum fluviatile*. На кочках и приствoловых повышениях встречаются лесные и болотные кустарнички.

Тип леса 14. Pinus sylvestris – Calla palustris – Sphagnum fallax (асс. 21). Этот тип также развивается в сильно обводненном экотопе. Торфа несколько большего богатства, мезотрофные и мезоевтрофные, зольностью также около 7 %, но с более высокой степенью разложения (35 %), со средней мощностью 80 см. Бонитет сосны в этой группе экотопов несколько понижен за счет менее благоприятного водного режима и составляет 3.4—3.7, наиболее низок он в белокрыльниковых сосняках. Древостои сосновые с примесью березы, сомкнутость 0.5—0.8, одновозрастные или разновозрастные, но с небольшим абсолютным возрастом. В травяно-кустарничковом ярусе наряду с господствующим *Calla palustris* встречаются лесные и болотные кустарнички, *Eriophorum vaginatum*, *Carex canescens*, *C. nigra*, иногда единично *C. lasiocarpa* и другие осоки и влаголюбивые травы.

Анализ экотопов сфагновых сосняков свидетельствует о том, что для них характерно большое разнообразие экотопических условий. В таких достаточно жестких условиях существования средообразующая роль соснового яруса понижена по сравнению с более сухими местообитаниями, поэтому разнообразие экотопических параметров в большей степени сказывается на разнообразии нижних ярусов. Следует ожидать, что разнообразие нижних ярусов в большей степени может быть связано с экотопическими различиями, чем с разными стадиями динамики в пределах одного экотопа. Дальнейший анализ возрастных рядов в рамках каждого экотопа позволит подтвердить это положение.

В заключение отметим, что основными экотопическими признаками, определяющими разнообразие растительности в сфагновых сосняках, являются тип, степень разложения, зольность, кислотность, мощность торфа (показатели богатства), а также вид торфа и степень увлажнения по шкале Раменского (показатели влажности). Разнообразие сообществ сфагновых сосняков в большей степени определяется разнообразием экотопических условий, чем закономерностями динамики сообществ.

Исследования выполнены при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, программ «Биоразнообразие» и «Университеты России», Центра Нансена и Международной Соросовской программы в области точных наук.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абатуров Ю. Д. Коренные темнохвойные леса южной тайги. М., 1988. 220 с.

Абатуров Ю. Д., Зварыкина К. В., Ильюшенко А. Д. Типы березовых лесов центральной части южной тайги. М., 1982. 156 с.

Виликайнен М. И., Кучко А. А. К характеристике березовых лесов Северной Карелии // Лесные растительные ресурсы Карелии. Петрозаводск, 1974. С. 17—23.

Герасименко Г. Г., Ипатов В. С., Салтыковская Т. О. Динамика сфагновых сосняков северо-запада России // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 4. С. 1—15.

Герасименко Г. Г., Комолова С. А., Прошкина Ю. В. О развитии сосново-еловых лесов Валаамского архипелага // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 8. С. 19—28.

Дыренков С. А., Адашевская О. Р., Федорчук В. Н. Ельники Вепсовской возвышенности (структура и восстановление) // Сб. науч.-исслед. работ по лесн. хоз-ву. М., 1969. Вып. 12. С. 103—122.

Дыренков С. А., Федорчук В. Н. Лесная растительность заповедного участка «Вепский лес» (восток Ленинградской области) // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 3. С. 424—431.

Ипатов В. С. Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1380—1389.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Трофимец В. И. Сухие сосновые леса на песках как один тип леса // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 6. С. 818—830.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Комолова С. А. Новые бонитировочные шкалы оценки жизненности деревьев и древостоев // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. 1995. Вып. 4. № 24. С. 42—48.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Кирикова Л. А., Трофимец В. И. Автогенные сукцессии в сосняке лишайниково-зеленомошном. II. Экотопическая система ассоциаций // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 8. С. 23—35.

Коновалов Н. А. Типы леса подмосковных опытных лесничеств Ц.Л.О.С. // Тр. по лесному опытному делу. М.; Л., 1929. Вып. 5.

Нешатаев В. Ю. Некоторые ассоциации заболоченных сосняков Ленинградской области // Бот. журн. Т. 70. 1985. № 10. С. 1362—1373.

Ниценко Н. И. Еловые леса Ленинградской области // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. Вып. 2. № 9. 1960. С. 5—16.

Орлов Е. Д. Производительность древостоев Северной Карелии в зависимости от типов местообитания // Болотно-лесные системы Карелии и их динамика. Л., 1980. С. 100—113.

Орлов Е. Д. Гидрологические зоны болот и их гидролесомелиоративная оценка. Методические указания. Петрозаводск, 1991. 26 с.

Пьявченко Н. И. Опыт классификации заболоченных лесов // Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л. 1956. С. 463—481.

Пьявченко Н. И. Лесное болотоведение. М., 1963. 192 с.

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Салтыковская Т. О. К вопросу об отнесении сфагновых сосняков к лесному или болотному типу растительности // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 5. С. 83—88.

Самбук С. Г. Олиготрофные сфагновые сосновые леса на северо-западе европейской части СССР // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 11. С. 1523—1532.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Ястребов А. Б. Методы изучения мозаичности растительного покрова с применением ЭВМ. Л., 1991. 200 с.

Angelstam P. Assessment of biodiversity for improved forest planning // Proceedings of the conference on assessment of biodiversity for improved forest planning, 7—11 October 1996, held in Monte Verita, Switzerland. Monte Verita, 1996. P. 301—313.

Angelstam P. Landscape analysis as a tool for scientific management of biodiversity // Ecological Bulletins. Copenhagen, 1997. Vol. 46. P. 140—170.

Guillen D. F. Shrub architecture and occupation of space in a Mediteranean sclerophyllous shrubland // J. Veg. Sci. 1994. N 5. P. 497—504.

Linder P. Stand structure and successional trends in virgin boreal forest reserves in Sweden // Forest Ecology and Management. 1997. Vol. 98. P. 17—33.

McPherson G. R. Response of annual plants and communities to tilling in a semi-arid temperate savanna // J. Veg. Sci. 1994. N 5. P. 415—420.

Oreshkin D. G., Skovsgaard J. P., Vanclay J. K. Estimating sapling vitality for Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Russian Karelia // Forest ecology and management. 1997. Vol. 97. P. 147—153.

Pignatti E., *Pignatti S.* Centrolepidi-Hydrocotyletea alatae, a new class of ephemeral communities in Western Australia // J. Veg. Sci. 1994. N 5. P. 55—62.

Salonen V. Revegatation of harvested peat surfaces in relation to substrate quality // J. Veg. Sci. 1994. N 5. P. 403—408.

Санкт-Петербургский государственный университет

Получено 4 XII 1998

SUMMARY

Principal components analysis was used to classify ecotopes of swampy pine forests and to distinguish ecotopical systems of associations. The first factor determining 25 % of total variation is interpreted as soil fertilisation. Peat type, degree of peat decomposition, ash content, pH and negatively correlated with these indications peat thickness have the biggest value of loadings on the 1st factor. The second factor determining 21 % of total variation is interpreted as soil moisture. Moisture degree by Ramenskiji ecological scale and negatively correlated with it peat group have the biggest value of loadings on the 2nd factor. Acidity of illuvial horizon and the horizon laying under peat as well as content of physical clay in these horizons exert less influence on the diversity of vegetation in swampy ecotopes. Based on the results of principle components analysis and taking into consideration dominant and ecologically strike species, structure of communities and quality indexes of the stands, 14 ecotopical systems of associations of swampy pine forests and swampy fir forest bordering the first one were distinguished. Ecotopes of these forest types are united in 5 groups: ecotopes with atmospheric moistening weakly running, ecotopes with presumably atmospheric stagnant moistening, ecotopes with atmospheric—ground moistening, ecotopes with running atmospheric—ground moistening, ecotopes with participation in water—mineral nutrition of ground pressure waters.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26 : 581.9 (265.51)

© И. В. Макарова, И. Н. Суханова

ВИДЫ РОДА *THALASSIOSIRA* (*BACILLARIOPHYTA*) ВОСТОЧНОГО ШЕЛЬФА БЕРИНГОВА МОРЯ

I. V. MAKAROVA, I. N. SUKHANOVA. THE SPECIES OF THE GENUS *THALASSIOSIRA* (*BACILLARIOPHYTA*) FOUND IN THE EASTERN SHELF OF BERING SEA

Приведены данные о нахождении 12 видов рода *Thalassiosira* в прибрежных водах о-вов Прибылова (США). Даны их краткие описания и иллюстрации.

Ключевые слова: *Thalassiosira*, Берингово море, о-ва Прибылова.

Материалом для работы послужили сборы фитопланктона, проведенные в прибрежных зонах островов Св. Павла и Св. Георгия (о-ва Прибылова, США), расположенных на внешнем крае восточного шельфа Берингова моря. Сборы проведены И. Н. Сухановой в поздневесенний (со 2 по 12 июня; станции 39, 42, 51) и летний (3 и 24 июля; станции 70, 109) сезоны 1993 г. (см. таблицу). При отборе проб морской воды использовали 5-литровый барометр Нискена. Концентрацию фитопланктона проводили методом мягкой обратной фильтрации (Суханова, 1983) с использованием ядерных фильтров, изготовленных в Объединенном институте ядерных исследований (ОИЯИ, г. Дубна); размер ячеи около 1 мкм. Определение видов *Thalassiosira* Cl., подсчет клеток, измерения основных параметров для расчета биомассы проводили под микроскопом Jenalumar при увеличении 360, используя камеры Нажотта (0.05 мл) и Наумана (1.0 мл). Для уточнения видовой принадлежности и выявления тонкой структуры створок и микрофотографирования был использован сканирующий электронный микроскоп (СЭМ) японской фирмы «JEOL» марки JSM 35с при непосредственном участии Л. А. Карцевой и отчасти В. А. Карлова, за что выражаем им глубокую признательность.

Прибрежные приостровные воды представляют собой достаточно обособленный биотоп, существование которого определяется гидрофизическими особенностями шельфовой циркуляции. Костальный фронт отделяет однородные по вертикали воды над глубинами менее 50 м от стратифицированных вод остальной части средней области шельфа. Пояс прибрежных приостровных вод и ограничивающий их костальный фронт распространяются на расстояние 10—12 км от о-ва Св. Павла и 6—8 км от о-ва Св. Георгия (сравнительная узость последнего пояса обусловлена крутизной островного цоколя). Именно в этом биотопе представители рода *Thalassiosira* играют существенную роль.

Комплекс видов рода *Thalassiosira* в прибрежных водах о-вов Прибылова на восточном шельфе Берингова моря составлял до 60 % общей численности и 55 % общей биомассы фитопланктона. Численность клеток *Thalassiosira* достигала 800 тыс. кл./л, биомасса — 3 мг/л.

В исследуемом районе обнаружено 12 видов рода *Thalassiosira*, большинство из них принадлежит к секции *Tangentales*, а 5 — к секции *Thalassiosira*. Среди них в значительном количестве обитает недавно описанный вид *T. favosa* (Макарова, Суханова, 1998). Наиболее массовыми были *T. nordenskioldii*, *T. hyalina*, *T. gravida*, *T. anguste-lineata*, *T. pacifica*, *T. conferta*. Численность отдельных видов достигала

Станция отбора проб у о-вов Прибылова

Номер станции	Координаты	Дата	Глубина, м	Температура воды, °C
39	57° 03′ 10″ с. ш. 170° 28′ 20″ з. д.	2 VI 1993	76	3.4
42	57° 07′ 59″ с. ш. 170° 19′ 06″ з. д.	9 VI 1993	20	3.4
51	57° 05′ 25″ с. ш. 170° 22′ 29″ з. д.	12 VI 1993	42	3.4
70	57° 12′ 09″ с. ш. 170° 07′ 08″ з. д.	3 VII 1993	6	5.6
109	56° 41′ 05″ с. ш. 169° 34′ 04″ з. д.	24 VII 1993	77	7.2

десятков тысяч клеток в литре: *T. nordenskioldii* — 64 тыс., *T. pacifica* — 48 тыс., *T. anguste-lineata* — 4800 кл./л.

Ниже приводятся краткие диагнозы обнаруженных видов.

Секция *Tangentales* Makar. (Макарова, 1971 : 70).

1. *Thalassiosira* aff. *angulata* (Greg.) Hasle, 1978 : 93, fig. 4, 41, 70—99; Макарова, 1988 : 56, табл. XXVII, *7—15*. — *Orthosira angulata* Gregory, 1857 : 498, tab. 10, fig. 439.

Клетки соединены длинным тонким тяжом, образуют рыхлые цепочки. Створки почти плоские, 17 мкм в диам. Ареолы в тангенциальных изогнутых рядах, 18 в 10 мкм на лицевой части створки и 24 в 10 мкм на загибе. В центре створки один вырост с опорами. На границе с загибом — кольцо отчетливых краевых выростов с опорами, 4 в 10 мкм, среди них более крупный двугубый вырост. (Табл. I, *1*).

Морской неритический и океанический арктическо-бореальный вид.

Найден на станции 51.

По количеству структурных элементов наш материал соответствует *T. angulata* по данным Hasle (1978 : 95, 99), отличается формой наружной части выростов с опорами.

2. *T. anguste-lineata* (A. S.) G. Fryxell et Hasle, 1979 : 73—75, fig. 22—34; Макарова, 1988 : 55, табл. XXV, *10—13*; табл. XXVI, *1—14*. — *Coscinodiscus anguste-lineatus* A. Schmidt, 1878, tab. 52, 34. — *Thalassiosira polyhorda* (Gran) Jørgensen, 1899 : 15.

Клетки соединены несколькими довольно длинными тяжами. Створки почти плоские, 20—50 мкм в диам. Ареолы в тангенциальных изогнутых или прямых рядах, переходящих в линейные или образующих пучки, на лицевой части створки 9—10 ареол в 10 мкм, на загибе 20—24 в 10 мкм. Близ центра створки выросты с опорами образуют разорванное кольцо, состоящее из нескольких отдельных групп выростов, их 4—6 на створке. В каждой группе 2—4 выроста. Краевые выросты с опорами, 3—4 в 10 мкм, образуют равномерное кольцо, в котором расположен двугубый вырост, его трубка крупнее трубочек выростов с опорами. (Табл. I, *2—4*).

Морской и солоноватоводный, неритический и океанический, арктическо-бореальный и нотальный вид.

Найден на станциях 39, 42, 51, 70, 109.

3. *T. eccentrica* (Ehr.) Cleve, 1903—1904 : 216; Макарова, 1988 : 48, 49, табл. XXI, *1—12*.

Клетки соединены одним тонким тяжом в непрочные цепочки. Створки плоские, 30 мкм в диам. Ареолы в тангенциальных, изогнутых к центру рядах, с тенденцией к образованию пучков, 7—10 ареол в 10 мкм. В центре створки один вырост с опорами, отдельные выросты имеются по всей лицевой части створки. Краевые выросты на загибе очень мелкие, 2—3 в 10 мкм, на границе с загибом створки кольцо шипов, 3—5 в 10 мкм, среди них один двугубый вырост. (Табл. I, *5—8*).

Морской, эвритермный, эвригалинный, неритический, широкобореально-тропическо-нотальный древний вид.

Найден на станции 42.

4. *T. favosa* Makar. in Макарова, Суханова, 1998 : 102, 104, табл. I, *1—8*.

Клетки соединены одним коротким тяжом в цепочки из 8 и более клеток. Створки почти плоские, 12—18 мкм в диам. Ареолы в тангенциальных рядах, 15—18 в 10 мкм. В центре створки один очень маленький вырост с опорами. Краевые выросты мелкие, 6 в 10 мкм, среди них один двугубый вырост. (Табл. II, *1—4*).

Морской, вероятно, холодноводный вид.

Найден на станциях 42, 51.

5. *T.* aff. *leptopus* (Grun.) Hasle et Fryxell, 1977a : 20—22, tab. 1—4. — *Coscinodiscus lineatus* Ehrenberg, 1838 : 129.

Створки плоские, 15 мкм в диам. Ареолы в линейных рядах, 12 в 10 мкм на лицевой части створки и 20 в 10 мкм на загибе. На границе с загибом кольцо крупных шипов (замкнутых выростов, по: Hasle, Fryxell, 1977a : 21), 4 в 10 мкм, среди них один двугубый вырост. Краевые выросты с опорами мелкие, неравномерно расположенные, 10 в 10 мкм. (Табл. II, *7, 8*).

Морской, океанический и неритический, бореально-тропическо-нотальный древний вид.

Найден на станции 70.

Наш вид отличается от описания G. Hasle, G. Fryxell (1977a) меньшим диаметром створки и бóльшим числом ареол на лицевой части створки и загибе, а также наличием очень маленьких трубочек у выростов с опорами.

6. *T. oestrupii* var. *venrikae* Fryxell et Hasle, 1980 : 810, fig. 11—19; Rivera, 1981 : 103, 104; Hallegraeff, 1984 : 504, fig. 18 a—f.

Клетки соединены 4 тяжами в короткие цепочки. Створки плоские, 6.0—7.5 мкм в диам. Ареолы в тангенциальных, почти прямых рядах, 9 ареол в 10 мкм. В центре створки один вырост с опорами, близ которого находится двугубый вырост. По краю створки кольцо редко расположенных выростов с опорами, 2—3 в 10 мкм, они разделены 3—7 ареолами. (Табл. II, *5, 6*).

Морская, эвритермная, неритическая, широко распространенная разновидность. Наиболее часто отмечается для континентальных шельфов, изредка у берегов, особенно в тропических и субтропических водах.

Найдена на станции 109.

7. *T. pacifica* Gran et Angst, 1931 : 437, fig. 12; Макарова, 1976 : 608, табл. II, *1—8*, III, *1—6*; Макарова, 1988 : 57, 58, табл. XXVIII, *1—9*. — *T. pulchella* Takano, 1963 : 5, fig. 1 a, b, tab. I, 11 a, b.

Клетки соединены одним тонким тяжом, длина которого почти равна высоте клетки, образуют длинные гибкие цепочки. Створки плоские или слегка вогнутые в центре, 13—42 мкм в диам. Ареолы в строго линейных или тангенциальных рядах, иногда с тенденцией к радиальности, 9—10 в 10 мкм. В центре створки один вырост с опорами. Краевые выросты образуют четкое равномерное кольцо, 5—6 выростов в 10 мкм, среди них один двугубый вырост. По краю загиба ребра, 12 в 10 мкм. (Табл. III, *1—4*).

Морской, неритический, широкобореальный и нотальный вид, преобладает в бореальных водах Тихого океана.

Найден на станциях 39, 42, 51, 70, 109.

Секция *Thalassiosira*

8. *T. hyalina* (Grun.) Gran, 1897 : 4, tab. 1, 17, 18; Макарова, 1988 : 73, табл. XLV, *1—10*. — *Coscinodiscus hyalinus* Grunow in Cleve, Grunow, 1880 : 113, tab. 7, 128.

Клетки соединены толстым тяжом, разветвленным у поверхности центральной части створки на несколько тонких (данные СЭМ), в небольшие цепочки. Створки почти плоские, 18—33 мкм в диам. Ареолы в радиальных рядах, 20—24 в 10 мкм. В центре створки пучок из выростов с опорами. Краевые выросты с опорами равномерно и часто расположенные, 8—10 в 10 мкм, среди них один двугубый вырост. (Табл. III, *5—9*).

Морской, океанический и неритический, арктическо-бореальный вид.

Найден на станциях 39, 42, 51, 70.

9. *T. conferta* Hasle in Hasle, Fryxell, 1977b : 239—244, fig. 1—23.

Клетки обычно одиночные, с 2—4 длинными грубыми нитями, выходящими из выростов с опорами. Створки слегка выпуклые с вогнутым центром, 5—13 мкм в диам. Ареолы в радиальных рядах, с тенденцией к образованию пучков, 24—28 в 10 мкм. В центре створки один вырост с опорами. Краевые выросты с опорами редко расположенные, среди них два выроста, наиболее крупных, сближены, между ними находится очень маленький двугубый вырост. (Табл. IV, *1—7*).

Морской и солоноватоводный, бореально-тропический и нотальный вид.

Найден на станции 109 в слое 0—20 м. Его численность была равна приблизительно 150 тыс. кл./л, что составляло 33.5 % от общей численности фитопланктона. Вид развивался в условиях низкого содержания нитратов (около 2 мк/л) и невысокого содержания кремния (около 6.6 мк/л), при увеличивающемся содержании аммония.

10. *T. gravida* Cleve, 1896 : 12, tab. 2, 14—16; Макарова, 1988 : 70, 71, табл. XLI, *1—11*. — *T. tcherniae* Manguin, 1960 : 244, tab. 3, 28—31.

Клетки соединены толстым тяжом, разветвленным у поверхности центральной части створки на несколько тонких. Створки слегка выпуклые с небольшой вогнутостью в центре, 17 мкм в диам. Ареолы в радиальных рядах, у крупных створок с тенденцией к образованию неотчетливых пучков, 16 ареол в 10 мкм. В центре створки несколько или много выростов с опорами. На лицевой части створки имеются выросты с опорами, расположенные неправильными кольцами. По краю створки выросты с опорами расположены в шахматном порядке, 5—6 выростов в 10 мкм, среди них один крупный двугубый вырост. (Табл. IV, *8*).

Морской, океанический и неритический биполярный вид.

Найден на станциях 39, 42, 51, 70, 109.

11. *T. nordenskioeldii* Cleve, 1873 : 7, tab. I, 1; Макарова, 1988 : 69, 70, табл. XL, *1—14*.

Клетки 8-угольные, соединены тонким тяжом, длина которого часто меньше высоты клетки, образуют короткие или длинные гибкие цепочки. Створки выпуклые с углублением в центре, 14—20 мкм в диам. Ареолы в радиальных рядах, 18—20 в 10 мкм. В центре створки один крупный вырост с опорами. Краевые выросты с опорами крупные, равномерно расположенные на границе с высоким загибом, 3—4 в 10 мкм, среди них один крупный двугубый вырост. (Табл. V, *1—3*).

Морской, океанический и неритический, арктическо-бореальный вид.

Найден на станциях 39, 42, 51, 70, 109.

12. *Thalassiosira* sp.

Створки плоские, 10—15 мкм в диам. Ареолы в четких радиальных рядах, 16—20 в 10 мкм. В центре створки очень маленький вырост с опорами, отдельные единичные выросты имеются на лицевой части створки. Краевые выросты с опорами с очень маленькой наружной трубкой, 8 в 10 мкм, среди них один малозаметный двугубый вырост. Характерным признаком этого вида является наличие 3 сопутствующих пор створочных выростов и 4 пор у краевых выростов. (Табл. V, *4—8*).

Морской, вероятно, неритический вид.

Найден на станции 42.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 96-04-50812 и 95-05-14241).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Макарова И. В. О морфологии и таксономии рода *Thalassiosira* Cl. // Новости сист. низш. раст. Л., 1971. Т. 8. С. 67—73.

Макарова И. В. Новые данные о морфологии нескольких видов р. *Thalassiosira* Cl. из Тихого океана, изученных в трансмиссионном электронном микроскопе // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 5. С. 605—610.

Макарова И. В. Диатомовые водоросли морей СССР: род *Thalassiosira* Cl. Л., 1988. 115 с.

Макарова И. В., Суханова И. Н. Новый вид рода *Thalassiosira*: *T. favosa* (*Thalassiosiraceae*, *Bacillariophyta*) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 2. С. 102—104, 157.

Суханова И. Н. Концентрирование фитопланктона в пробе // Современные методы количественной оценки распределения морского планктона. М., 1983. С. 97—105.

Cleve P. T. On diatoms from Arctic See // Kgl. sven. vetenskapsakad. handl. 1873. Bd 1. N 13. S. 1—28.

Cleve P. T. Diatoms from Baffins Bay and Davis Strait collected by N. E. Nilson // Kgl. sven. vetenskapsakad. handl. 1896. Bd 22. N 4. S. 1—22.

Cleve P. T. Plankton table for the North Sea // Bull. Conserv. Explor. Mer. 1903—1904. 216 p.

Cleve P. T., Grunow A. Baiträge zur Kenntnis der arctischen Diatomeen // Kgl. sven. vetenskapsakad. handl. 1880. Bd 17. N 2. S. 1—121.

Ehrenberg C. G. Die Infusionsthierchen als Vollkommende Organismen. Ein Blick in das tiefere organische Leben der Natur. Leipzig, 1838 (1841). 548 S.

Fryxell G. A., Hasle G. R. The genus *Thalassiosira*: *T. trifulta* sp. nova and other species with tricolumnar suhhorts on strutted processes // Beih. Nova Hedwigia. 1979. H. 64. S. 13—32.

Fryxell G. A., Hasle G. R. The marine diatom *Thalassiosira oestrupii*; structure, taxonomy and distribution // Amer. J. Bot. 1980. Vol. 67. N 5. P. 804—814.

Gran H. H. Protophyta: *Diatomaceae*, *Silicoflagellatae* og *Colioflagellata* // Den Norske Nordhavs-Expedition. 1897. Bd 24. S. 1—36.

Gran H. H., Angst E. C. Plankton diatoms of Puget Sound // Publ. Puget Sound Biol. St. Univ. 1931. Vol. 7. P. 417—519.

Gregory W. On new forms of marine *Diatomaceae* found in the firth of Clyde and in Loch Fyne // Trans. Roy Soc. Edinburg. 1857. Vol. 21. P. 473—542.

Hallegraeff G. M. Species of the diatom genus *Thalassiosira* in Australien waters // Bot. mar. 1984. Vol. 27. P. 495—513.

Hasle G. R. Some *Thalassiosira* species with one central process (*Bacillariophyceae*) // Norw. J. Bot. 1978. Vol. 25. N 1. P. 77—110.

Hasle G. R., Fryxell G. A. The genus *Thalassiosira*: some species a linear areola array // Beih. Nova Hedwigia. 1977a. H. 54. P. 15—66.

Hasle G. R., Fryxell G. A. Thalassiosira conferta and *T. binata*, two new diatom species // Norw. J. Bot. 1977b. Vol. 24. P. 239—248.

Jørgensen E. Protopyton und Protozoen in Plankton aus der tropischen west Kuste // Bergens Mus. Arborg. 1899. Bd 6. S. 1—112.

Manguin E. Les Diatomees de la terre Adelie Campagne du «Commandant-Charcot» 1949—1950 // Ann. sci. natur. Bot. et-biol. Veget. 1960. P. 223—263.

Ostenfeld C. H. Jagttagelser over Plantkon-Diatomeer // Nytt. mfg. nat. 1900. Bd 39. N 4. S. 287—302.

Rivera P. Beiträge zur Taxonomie und verbreitung der Gattung *Thalassiosira* Cleve // Bibl. Phycolog. 1981. Bd 56. 220 S.

Schmidt A. Atlas der Diatomaceenkunde. Aschersleben; Leipzig, 1874—1959.

Takano H. Notes on marine littoral from Japan // Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab. 1963. N 36. P. 1—9.

Takano H. New and rare diatoms from Japanese marine waters. VI—VII. Ten species from neretic waters // Bull. Tokai Reg. Fish. Lab. 1981. N 105. P. 31—41, 45—57.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН
Москва

Получено 25 VI 1998

SUMMARY

The records of 12 species of the genus *Thalassiosira* (*Bacillariophyta*) found in the littorals of Pribylov's islands are given. The species are briefly described and illustrated.

УДК 582.29 : 581.9 (470.45)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 11

© А. М. Веденеев

ЛИШАЙНИКИ САРЕПТЫ (ВОЛГОГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

A. M. VEDENEEV. THE LICHENES OF SAREPTA (VOLGOGRAG REGION)

Приведены подробный исторический обзор изучения лишайников и современные данные о составе лихенофлоры бывшей немецкой колонии Сарепты, находившейся на территории современного Волгограда. Даны краткая эколого-географическая характеристика региона, систематический и экологический анализы флоры лишайников Сарепты. Указаны причины предполагаемого исчезновения некоторых видов. Приведен список лишайников из 86 видов, принадлежащих 40 родам из 17 семейств.

Ключевые слова: лихенофлора, Сарепта.

Сарепта,[1] бывшая немецкая колония, основанная в 1765 г., является одним из наиболее интересных мест на территории Волгоградской обл. На примере природного комплекса Сарепты мы имеем уникальный случай детально изученного региона, позволяющий оценить историческую динамику развития флоры на протяжении более чем ста лет.

Колония Сарепта располагалась на степной речке Сарпе, близ места ее впадения в Волгу, примерно на 48°31′ с. ш. и 44°33′ в. д. Рельеф района волнисто-равнинный. К юго-западу от колонии на 150 м поднимаются отроги Ергенинской возвышенности. Климат, как и на основной части Волгоградской обл., континентальный, засушливый, с неустойчивым режимом увлажнения и сильными ветрами. В сложении Ергеней принимают участие глины палеогена, кварцевые пески неогена, глины и суглинки четвертичного периода. Почвы каштановые и светлокаштановые. Особенности почвенно-климатических условий определяют своеобразный состав растительности и флоры Сарепты. Зональный тип растительности — ковыльно-белополынные степи на почвах тяжелого механического состава. В настоящее время зональные, естественные биоценозы замещены по большей части культурными; естественные растительные сообщества сохранились лишь местами, в основном на Ергенях. На каштановых почвах формируются сухостепные сообщества из дерновинных узколистных злаков засухоустойчивого типа, разнотравье занимает подчиненное положение, характерно большое количество эфемеров и эфемероидов. На засоленных участках развиваются полынно-солянково-злаковые сообщества. Древесно-кустарниковая растительность на территории Сарепты имеет незначительное распространение. Комплексность растительного покрова обусловливают пятна степных солонцов, что особенно хорошо выражено на Ергенях. Сорная растительность отмечается на залежных участках и близ дорог (Димо, Келлер, 1907; Келлер, 1936; Левина, 1953; Атлас..., 1993).

---

[1] Под Сарептой в данной статье мы понимаем территорию, расположенную в Красноармейском р-не г. Волгограда и соответствующую историческим административным границам колонии, с добавлением окрестностей с. Ивановки и соседних участков Ергеней, расположенных на территории современного Кировского р-на города.

Лишайники, произрастающие на территории Сарепты, изучены значительно хуже сосудистых растений. Здесь никогда не проводились систематические исследования этой группы организмов. Несмотря на это, к настоящему времени накоплен достаточно обширный фактический материал.

Самые первые данные о лихенофлоре Сарепты связаны с работами А. К. Беккера (Becker, 1858, 1866), в которых он указал виды *Lichen esculentus* Pall. (= *Aspicilia esculenta*[2]), *Parmelia scruposa* (Schreb.) Hepp (= *Diploschistes scruposus*), *P. conspersa* (Ehrh. ex Ach.) Ach. (= *Xanthoparmelia conspersa*) — под этим именем в гербарии хранился образец *Cladonia foliacea* (Huds.) Willd. var. *convoluta* (Lam.) Vain. (= *C. convoluta*) (Еленкин, 1911). Примерно тогда же L. Rabenhorst (1859) описал по материалам Венка новый вид *Chlorangium affine* Rabenh. Скорее всего, под этим названием приведены неправильно определенные образцы *Aspicilia fruticulosa*. W. Nylander (1881) в образцах, присланных ему для исследования из Сарепты, обнаружил *Lecanora fruticulosa* Eversm. (= *Aspicilia fruticulosa*). E. Vainio (1894) по сборам Беккера привел для Сарепты *Cladonia foliaceae* var. *convoluta* (= *C. convoluta*) и *C. pyxidata* var. *neglecta* (Flörke) A. Massal. (образцы последней Т. Фриз и А. А. Еленкин отнесли впоследствии к *C. pyxidata* var. *pocillum* (Ach.) Flot. (= *C. pocillum*) (Еленкин, 1911)).

А. А. Еленкин (1901а, б, в, 1904, 1905, 1906, 1907, 1911, 1922) для леса Чапурники и степей близ Сарепты по сборам Беккера, Н. И. Прохорова и Б. А. Келлера приводил следующие лишайники: *Acarospora fuscata* var. *rufescens*, *A. alpino-desertorum* f. *fruticulosa* (Eversm.) Kremplh. (= *A. fruticulosa*), *A. calcarea* (L.) Mudd. var. *hoffmannii* (Ach.) Stein in Cohn (= *A. contorta*), *Biatora symmicta* (Ach.) Elenk. (= *Lecanora symmicta*), *Cladonia fimbriata*, *C. fimbriata* var. *cornutoradiata* Vain. f. *subulata* (= *C. subulata*), *C. foliacea* var. *convoluta* (= *C. convoluta*), *C. pyxidata* var. *pocillum* (= *C. pocillum*), *Lecania koerberiana* J. Lahm., *Lecanora allophana* Nyl., *L. dispersa*, *L. frustulosa*, *L. sordida* (Pers.) Th. Fr. var. *glaucoma* (Hoffm.) Th. Fr. (= *L. rupicola*), *L. sordida* var. *bicincta* (Ramond) Th. Fr. (= *L. bicincta*), *Lecidea plana* (J. Lahm. in Körb.) Nyl., *Parmelia acetabulum* (Neck.) Duby (= *Melanelia acetabulum*), *P. aspidota* (Ach.) Poetsch in Poetsch et Scheid. (= *Melanelia exasperata*), *P. molliuscula* Ach. var. *vagans* Nyl. (= *Xanthoparmelia camtschadalis*), *P. prolixa* (Ach.) Carroll (= *Neofuscelia pulla*), *P. ryssolea* (Ach.) Nyl. (= *Neofuscelia ryssolea*), *P. sulcata*, *P. tiliacea* (Hoffm.) Ach. (= *Parmelina tiliacea*), *P. vagans* Nyl. (образцы, приведенные для юго-востока европейской части России, скорее всего, следует относить к *Xanthoparmelia camtschadalis*), *Physcia grisea* (Lam.) Elenk. var. *leucoleiptes* f. *media* (по мнению В. Г. Кулакова, является таксономическим синонимом *Physconia enteroxantha*), *Placodium cerinum* (Ehrh.) Vain. (= *Caloplaca holocarpa*), *P. gilvum* Vain. (= *Caloplaca cerina*), *Ramalina fraxinea*, *R. pollinaria*, *R. polymorpha*, *Rhizocarpon geographicum*, *Sarcogine pruinosa* auct. f. *intermedia* Körb. (= *Sarcogine regularis*), *Squamaria muralis* (Schreb.) Elenk. var. *saxicola* Elenk. (= *Lecanora muralis*), *S. myrrhina* (Ach.) Elenk. (= *Lobothallia radiosa*), *Thalloedema kelleri* Elenk. (= *Toninia massata*) (как новый для науки вид), *Urceolaria scruposa* (Schreb.) Ach. var. *terrestris* Pers. (= *Diploschistes scruposus* var. *terrestris*), *Xanthoria parietina*, *X. polycarpa* (Hoffm.) Th. Fr. ex. Rieber var. *lychnea* (Ach.) Vain. (= *X. candelaria*).

Основная масса сборов, определенных Еленкиным, в настоящее время хранится в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН в Санкт-Петербурге.

---

[2] Знак (=) перед таксоном не носит абсолютного номенклатурного характера, а означает синоним, под которым данный таксон указан в общем списке лишайников.

К. С. Мережковский (1911) по сборам Келлера из Сарепты и окрестностей Царицына указал *Aspicilia hispida* Mer.

М. П. Томин (1923, 1925, 1926) по материалам, собранным Келлером в окрестностях г. Красноармейска (Сарепта), описал новую форму *Rinodina nimbosa* (Fr.) Th. Fr. f. *sareptana* Tomin (= *Phaeorrhiza sareptana*) и новые род и вид *Kelleria polyspora* Tomin (= *Thelocarpon imperceptum*), а также привел для Сарепты (Красноармейск, Ивановка) список из 20 видов лишайников. Из них впервые для данного региона указаны 8 таксонов: *Candelariella cerinella* (Flörke) Elenk. var *unilocularis* Elenk. (= *C. aurella*), *Thalloedema candidum* (Weber) A. Massal. (= *Toninia candida*), *T. coeruleonigricans* (Lightf.) Poetsch (= *Fuscopannaria praetermissa*), *Psora lurida* (Ach.) DC. (= *Lecidea lurida*), *Cladonia pyxidata* var. *neglecta* f. *sterilis* (= *Cladonia pyxidata*), *Biatorella fossarum* (Dufour ex. Fr.) Th. Fr., *Dermatocarpon hepaticum* (Ach.) Th. Fr. (= *Catapyrenium squamulosum*), *Bacidia muscorum* (Sw.) Arnold (= *B. bagliettoana*). В настоящее время часть образцов хранится в типовом и систематическом гербарии БИН.

В. П. Савич (1924) по сборам Келлера 1903 и 1915 гг. указал для Сарепты *Cornicularia speppae* Savicz (= *Cetraria steppae*).

Келлер (Димо, Келлер, 1907; Келлер, 1926, 1936, 1940; Keller, 1927) привел для Сарепты и для типчаково-белополынно-ромашниковой полупустыни и чернополынных корково-столбчатых солонцов на склонах и высотах Ергеней ряд видов и форм лишайников, в том числе впервые для района: *Endocarpon pusillum*, *Cladonia foliacea*, *Acarospora schleicheri*, *Cetraria aculeata* (Schreb.) Fr. (ошибочно определенные образцы *C. steppae*), *Aspicilia alpino-desertorum* f. *fragilis* (образцы которой были определены Мережковским как *A. hispida*), *Psora decipiens*, *Dermatocarpon pusillum* Hedw., а также *Collema* sp. и *Endopyrenium* sp., не идентифицированные до вида.

J. Poelt и U. Krüger (1970) указали для Сарепты *Squamarina lentigera*.

Таким образом, в общей сложности ранее для Сарепты и ее окрестностей приводилось 59 видов и внутривидовых таксонов лишайников (в рамках современной номенклатуры).

Современные исследования на территории бывшей колонии Сарепты проводили в 4 точках, удаленных друг от друга более чем на 10 км в направлении от северо-западных границ колонии к юго-восточным. При этом 3 из них располагались на открытых степных участках Ергенинских возвышенностей, а 4-я — в байрачном лесу на территории Чапурниковской балки. Это место было выбрано потому, что лес для этого региона является четко выраженным интразональным элементом растительности с целым рядом экологических особенностей. К тому же отсюда для Сарепты указывались некоторые виды лишайников. Сборы вели маршрутным методом, со всех типов субстрата. Кроме того, закладывали и описывали площадки для целей экологического мониторинга.

В ходе исследований было собрано более 500 образцов. В результате обработки собранного материала выявлено 54 вида и внутривидовых таксона лишайников из 27 родов и 13 семейств. Из них впервые для Волгоградской обл. указывается 22 вида (они отмечены в списке звездочкой). Кроме этого, непосредственно для региона Сарепты впервые указывается 6 видов (отмечены в списке знаком «+»).

Далее приводим аннотированный список лишайников Сарепты. Виды в списке расположены по алфавиту.

Acarospora fuscata (Schrad.) Th. Fr. var. *rufescens* (Ach.) Th. Fr. На песчанике и гранитных валунах (Еленкин, 1911).

A. schleicheri (Ach.) A. Massal. На светлокаштановых солонцеватых почвах, на столбчатых солонцах (Димо, Келлер, 1907; Томин, 1925, 1926; Келлер, 1926, 1936, 1940; Keller, 1927).

Aspicilia contorta (Hoffm.) Krempelh. На известняковых породах и на песчанике (Еленкин, 1907).

**A. desertorum* (Krempelh.) Mereschk. На небольших силикатных камнях.

A. esculenta (Pall.) Flag. На глинистой солонцеватой почве (Becker, 1858; Томин, 1925, 1926; Келлер, 1926).

A. fruticulosa (Eversm.) Flag. На почве, на корково-столбчатых солонцах (Rabenhorst, 1859; Nylander, 1881; Еленкин, 1901б, в, 1907; Димо, Келлер, 1907; Келлер, 1926, 1940; Томин, 1925, 1926; Keller, 1927).

A. hispida Mereschk. На корково-столбчатых солонцах (Димо, Келлер, 1907; Мережковский, 1911; Келлер, 1926, 1940; Томин, 1925, 1926; Keller, 1927).

Bacidia bagliettoana (A. Massal. et De Not. In A. Massal.) Jatta. На почве (Томин, 1925, 1926).

Biatorella fossarum (Dufour ex Fr.) Th. Fr. На известковой почве, мхах, растущих на известковых камнях (Томин, 1925, 1926).

Caloplaca cerina (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr. На ритидоме лиственных пород, на растительных остатках, мхах и слоевищах лишайников (Еленкин, 1907).

**C. citrina* (Hoffm.) Th. Fr. На известьсодержащих камешках, экскрементах травоядных животных.

**C. decipiens* (Arnold) Blomb. et Forssell. На бетоне.

C. holocarpa (Hoffm. ex Ach.) A. E. Wade. На растительных остатках, ритидоме лиственных пород, мхах и слоевищах лишайников (Еленкин, 1907).

+*C. lactea* (A. Massal.) Zahlbr. На шифере и известьсодержащих камешках.

**C. paulsenii* (Vain.) Zahlbr. На известьсодержащих камнях.

**C. tiroliensis* Zahlbr. На обнаженной мертвой древесине.

Candelariella aurella (Hoffm.) Zahlbr. На растительных остатках, обнаженной древесине, засоленной суглинистой почве, мхах, шифере и известьсодержащих камнях (Томин, 1925, 1926).

Catapyrenium sguamulosum (Ach.) Breuss in Poelt et H. Mayrh. На известковой почве (Томин, 1925, 1926; Келлер, 1936).

Cetraria aculeata (Schreb.) Fr. На песчаной почве (Димо, Келлер, 1907; Томин, 1925, 1926; Келлер, 1926).

C. steppae (Savicz) Kärnefelt. На песчаной почве (Савич, 1924; Келлер, 1936, 1940; Keller, 1927).

+*Cladonia chlorophaea* (Flörke ex Sommerf.) Spreng. На песчаной почве.

C. convoluta (Lam.) Anders. На глинисто-песчаной и песчаной известковой почве (Димо, Келлер, 1907; Еленкин, 1911; Томин, 1925, 1926; Келлер, 1936; Vainio, 1894).

C. fimbriata (L.) Fr. На почве (Еленкин, 1911).

C. foliacea (Huds.) Wild. На песчаной почве (Keller, 1927).

C. pocillum (Ach.) Grognot. На богатых известью почвах (Еленкин, 1911).

C. pyxidata (L.) Hoffm. На песчаной почве, часто в густой траве, на светлокаштановой солонцеватой почве среди травы (Томин, 1925, 1926; Келлер, 1926, 1936; Vainio, 1894).

C. subulata (L.) Weber ex F. H. Wigg. На песчаной и глинистой почве (Еленкин, 1911).

**Collema granulatum* (L.) Röhl. На глинистой карбонатной почве.

**C. minor* (Pakh.) Tomin. На глинистой карбонатной почве, заходит на мхи.

**C. tenax* (Sw.) Ach. em. Degel. На глинистой карбонатной почве, заходит на мхи.

Dermatocarpon pusillum Hedw. На корково-столбчатых солонцах (Келлер, 1940; Keller, 1927).

Diploschistes scruposus (Schreb.) Norman. На песчаной почве (Becker, 1858).

D. scruposus (Schreb.) Norman var. *terrestris* Pers. На песчаной почве, на столбчатых солонцах (Димо, Келлер, 1907; Еленкин, 1911; Томин, 1925, 1926; Келлер, 1926, 1936, 1940; Keller, 1927).

Endocarpon pusillum Hedw. На глинистой известковой почве, на корково-столбчатых солонцах, на стенах домов, на известьсодержащих камешках (Келлер, 1940; Keller, 1927).

+*Evernia prunastri* (L.) Ach. На ритидоме лиственных пород.

**Fulgensia bracteata* (Hoffm.) Räsänen var. *alpina* (Th. Fr.) Räsänen. На карбонатной песчаной почве, мхах.

+*F. fulgens* (Sw.) Elenk. На песчаной почве.

Fuscopannaria praetermissa (Nyl. in Chyd. et Furuhj) P. M. Jørg. На суглинистой солонцеватой и известковой почве (Томин, 1925, 1926; Келлер, 1926, 1936).

**Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. На ритидоме лиственных пород.

Lecania koerberiana J. Lahm. На ритидоме лиственных пород (Еленкин, 1907).

**Lecania* cfr. *prasinoides* Elenk. На обнаженной древесине.

Lecanora allophana Nyl. На ритидоме лиственных пород (Еленкин, 1907).

L. bicincta Ramond. На песчанике (Еленкин, 1907).

L. dispersa (Pers.) Sommerf. На известьсодержащих камнях, на шифере (Еленкин, 1907).

L. frustulosa (Dicks.) Ach. На песчанике и твердых породах (Еленкин, 1907).

**L. hagenii* (Ach.) Ach. f. *hagenii*. На растительных остатках, обнаженной древесине, экскрементах травоядных животных.

L. muralis (Schreb.) Rabenh. На песчанике (Еленкин, 1907).

L. rupicola (L.) Zahlbr. На песчанике (Еленкин, 1907).

L. symmicta (Ach.) Ach. На ритидоме лиственных пород (Еленкин, 1911).

Lecidea lurida (Ach.) DC. На солонцеватой и известковой почве (Томин, 1925, 1926).

L. plana (J. Lahm in Körb.) Nyl. На песчанике (Еленкин, 1911).

Leptogium biatorinum (Nyl.) Leight. На глинистой карбонатной почве.

Lobothallia radiosa (Hoffm.) Hafellner. На известняках и на песчанике (Еленкин, 1907).

Melanelia acetabulum (Neck.) Essl. На ритидоме лиственных и хвойных пород (Еленкин, 1904, 1906).

M. exasperata (De Not.) Essl. На ритидоме лиственных пород (Еленкин, 1906).

**M. glabra* (Schaer.) Essl. На ритидоме лиственных пород.

Neofuscelia pulla (Ach.) Essl. На песчанике (Еленкин, 1906).

N. ryssolea (Ach.) Essl. На песчаной почве (Еленкин, 1901a; Димо, Келлер, 1907; Томин, 1925, 1926; Келлер, 1926, 1936, 1940; Keller, 1927).

Parmelia sulcata Taylor. На ритидоме лиственных и хвойных пород (Еленкин, 1906).

Parmelina tiliacea (Hoffm.) Hale. На ритидоме лиственных пород (Еленкин, 1906).

Phaeorrhiza sareptana (Tomin) H. Mayrh. et Poelt. На корково-столбчатых солонцах (Томин, 1923, 1925, 1926; Келлер, 1926, 1936, 1940; Keller, 1927).

+*Physcia adscendens* (Fr.) H. Olivier. На ритидоме лиственных пород.

+*P. stellaris* (L.) Nyl. На ритидоме лиственных пород.

Physconia enteroxantha (Nyl.) Poelt. На ритидоме лиственных пород (Еленкин, 1922).

Psora decipiens (Hedw.) Hoffm. На почве и корково-столбчатых солонцах (Димо, Келлер, 1907; Томин, 1925, 1926; Келлер, 1926, 1936, 1940; Keller, 1927).

**Ramalina farinacea* (L.) Ach. На ритидоме лиственных пород.

R. fraxinea (L.) Ach. На ритидоме лиственных пород (Еленкин, 1906).

R. pollinaria (Westr.) Ach. На ритидоме лиственных пород (Еленкин, 1906).

R. polymorpha (Liljeblad) Ach. На песчанике (Еленкин, 1906).

Phizocarpon geographicum (L.) DC. На валунах (Еленкин, 1911).

**Rinodina archaea* (Ach.) Arnold (1881). На мхах и растительных остатках.

**R. pyrina* (Ach.) Arnold. На обнаженной древесине.

**Sarcogyne distinguenda* Th. Fr. (1868). На известьсодержащих камешках.

S. regularis Körb. На известковых породах (Еленкин, 1911).

Squamarina lentigera (Weber) Poelt. На известковой почве (Poelt, Krüger, 1970).

Thelocarpon imperceptum (Nyl.) Migula. На почве (Томин, 1925, 1926).

Toninia candida (Weber) Th. Fr. На известковой и солончаковой почве (Томин, 1925, 1926).

T. massata (Tuck.) Herre. На солонцеватой почве (Еленкин, 1905, 1907; Томин, 1925, 1926).

**Verrucaria muralis* Ach. На известьсодержащих камнях.

**V. nigrescens* Pers. f. *nigrescens*. На известьсодержащих камнях.

**V. nigrescens* f. *pauperior* Vain. На известьсодержащих камнях.

Xanthoparmelia camtschadalis (Ach.) Hale. На песчаной почве (Еленкин, 1901a; Димо, Келлер, 1907; Томин, 1925, 1926; Келлер, 1926, 1936, 1940; Keller, 1927).

X. conspersa (Ach.) Hale. На гранитных валунах (Becker, 1858, 1866; Еленкин, 1901a, 1906).

X. desertorum (Elenkin) Hale. На почве (Еленкин, 1901a).

Xanthoria candelaria (L.) Th. Fr. На ритидоме лиственных пород и на заборах (Еленкин, 1907).

**X. fallax* (Hepp) Arnold. На ритидоме лиственных пород.

X. parietina (L.) Th. Fr. На ритидоме лиственных пород и на заборах (Еленкин, 1907).

**X. polycarpa* (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber. На ритидоме лиственных пород.

Всего в результате проведенных в последнее время исследований и обобщения известных литературных данных в составе флоры лишайников Сарепты выявлено 86 видов, принадлежащих к 40 родам из 17 семейств. Ведущими по числу видов являются семейства *Parmeliaceae* (15 видов), *Teloschistaceae* (13), *Lecanoraceae* (10), *Cladoniaceae* (7), *Acarosporaceae*, *Hymeneliaceae*, *Physciaceae* (по 6 видов). Это составляет 73.3 % видового состава всей флоры. Из родов наиболее крупными являются *Lecanora* (8 видов), *Cladonia* и *Caloplaca* (по 7), *Aspicilia* (5), *Ramalina* и *Xanthoria* (по 4 вида). Это охватывает 41.1 % видового состава флоры. Обращает внимание малочисленность видов и родов таких семейств, как *Candelariaceae* (1 род, 1 вид), *Pannariaceae* (1 род, 1 вид), *Psoraceae* (1 род, 1 вид), *Rhizocarpaceae* (1 род, 1 вид), *Thelotremataceae* (1 род, 1 вид), *Lecideaceae* (1 род, 2 вида). По значительной роли семейств *Parmeliaceae*, *Lecanoraceae*, *Cladoniaceae* лихенофлора Сарепты отчасти близка к флоре бореальной области. Одновременно ярко проявляются специфические черты аридных лихенофлор за счет высокого положения семейств *Teloschistaceae*, *Acarosporaceae*, *Physciaceae*, *Hymeneliaceae*.

При выяснении приуроченности видов к различным субстратам было установлено, что большинство из них являются специфичными по этому признаку. Только один вид *Candelariella aurella* обитает на всех выделяемых типах субстрата; из эпилитных лишайников только 2 вида (*Aspicilia contorta* и *Lobothallia radiosa*) одинаково хорошо развиваются как на силикатном, так и на известковом каменистых субстратах; из лишайников, произрастающих на растительных субстратах, только 5 видов (*Caloplaca cerina*, *C. holocarpa*, *Lecanora hagenii*, *Xanthoria candelaria*, *X. parietina*) не проявляют строгой избирательности к какой-то одной разновидности субстрата; *Caloplaca citrina* помимо известьсодержащих камешков обрастает экскременты травоядных животных; *Endocarpon pusillum* произрастает как на известковой почве, так и на известьсодержащих камешках и стенах домов. Остальные лишайники строго приурочены к какому-то одному типу субстрата. Во флоре Сарепты закономерно преобладают лишайники, обитающие на почве (35 видов), на ритидоме деревьев и перидерме кустарников (18 видов), на силикатном каменистом субстрате (11 видов).

К сожалению, не был обнаружен ряд видов, ранее указывавшихся для Сарепты. Это, по всей видимости, связано со все возрастающим антропогенным влиянием на среду обитания, прежде всего со строительством, распашкой плакорных участков Ергеней, организацией лесополос на корково-столбчатых солонцах, на которых обитали почвенные лишайники, уничтожением лесных массивов Чапурниковской дубравы. Немаловажным может оказаться сильное загрязнение почвы и атмосферы отходами промышленного производства, так как Сарепта находится в наиболее индустриальном районе Волгограда. В настоящее время начата работа по выявлению влияния данного фактора на отдельные виды лишайников и лихенофлору Сарепты в целом. Вероятно, пока преждевременно говорить о полном выпадении тех или иных видов из состава лихенофлоры района; правильнее будет предположить резкое сокращение их распространения по территории Сарепты. Прояснить ситуацию должны дальнейшие исследования.

Для более полного выявления состояния лихенофлоры и всего природного комплекса района, направлений и причин его изменений необходим тщательный и долговременный мониторинг. С этой целью на территории Сарепты заложено несколько площадок мониторинга и совместно с другими специалистами Волгоградского государственного педагогического университета (ВГПУ) начата работа по созданию ландшафтного заказника. Создание здесь охраняемой территории будет способствовать также сохранению естественных мест обитания редких видов, в том числе и лишайников, особенно тех, для которых Сарепта является locus classicus.

Автор выражает благодарность М. П. Андрееву (БИН РАН) за помощь и ценные рекомендации в ходе работы над статьей, студентам ВГПУ Е. М. Аглетдиновой за помощь в сборе и обработке материала, В. Г. Кулакову за помощь в сборе материала и любезно предоставленную информацию о кустистых и листоватых лишайниках Сарепты.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас Волгоградской области / Под ред. В. А. Брылева. Киев, 1993. 40 с.

Димо Н. А., Келлер Б. А. В области полупустыни. Саратов, 1907. 215 с.

Еленкин А. А. Кочующие лишайники пустынь и степей // Изв. Имп. СПб. Бот. Сада, 1901а. Т. 1. № 2. С. 52—72.

Еленкин А. А. Лишайниковая манна ((*Lichen esculentus* Pall.). Исторический очерк литературы // Тр. Имп. СПб. Бот. Сада. 1901б. Т. 19. С. 53—99.

Еленкин А. А. Lichenes florae Rossiae et regionum confinium orientalum. Fasciculus I // Тр. Имп. СПб. Бот. Сада. 1901в. Т. 19. Вып. 1. 118 p.

Еленкин А. А. Lichenes florae Rossiae et regionum confinium orientalum. Fasciculus II, III, IV // Тр. Имп. СПб. Бот. Сада. 1904. Т. 24. Вып. 1. P. 99—132.

Еленкин А. А. Новые виды лишайников // Изв. Имп. СПб. Бот. Сада. 1905. Т. 5. № 3. С. 77—88.

Еленкин А. А. О формах лишайника *Physcia grisea* (Lam.) Elenk. nov. comb. // Бот. матер. Ин-та споровых раст. ГБС РСФСР. Пг., 1922. Т. 1. Вып. 2. С. 17—32.

Еленкин А. А. Флора лишайников средней России. Юрьев, 1906. Ч. 1. С. 1—183; 1907. Ч. 2. С. 183—359; 1911. Ч. 3, 4. С. 361—682.

Келлер Б. А. Низшие растения на почвах. Низшие растения на зональных почвах и столбовых солонцах в полупустыне // Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. Очерки экологические и фитосоциологические. Воронеж, 1926. Вып. 2. С. 1—16.

Келлер Б. А. Краткий вводный очерк растительности // Растительность Каспийской низменности между реками Волгой и Уралом. М.; Л., 1936. Т. 1. Вып. 2. С. 15—73.

Келлер Б. А. Растительность засоленных почв СССР // Растительность СССР. М.; Л., 1940. Т. 2. С. 481—521.

Левина Ф. Я. Растительный покров Ергени // Тр. компл. науч. экспедиции по вопр. полезащитного лесоразведения. М., 1953. Т. 2. Вып. 7. С. 65—193.

Мережковский К. С. Лихенологическая поездка в Киргизские степи (гора Богдо) // Тр. о-ва естествоиспытателей при Имп. Казан. ун-те. 1911. Т. 43. Вып. 5. 42 с.

Савич В. П. О новом почвенном лишайнике *Cornicularia steppae* mihi и лишайнике *Cornicularia tenuissima* // Бот. мат. Ин-та споровых раст. ГБС РСФСР. Л., 1924. Т. 3. Вып. 12. С. 158—188.

Томин М. П. О нахождении новой формы лишайника *Rinodina nimbosa* (El. Fr.) Th. Fr. в степях Европейской России // Бот. матер. Ин-та споровых раст. ГБС РСФСР. Пг., 1923. Т. 2. Вып. 5. С. 78—80.

Томин М. П. Почвенные лишайники // Борьба за сельское хозяйство в засушливых областях России. 1925. С. 12—24.

Томин М. П. Почвенные лишайники. Лишайники, встречающиеся на солонцеватых почвах в полупустынной области Юго-Востока // Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. Очерки экологические и фитосоциологические. Воронеж, 1926. Вып. 2. С. 19—31.

Becker A. K. Verzeichniss der bei Sarepta wildwachsenden Pflanzen // Bull. de la Societe Im. des Naturalistes de Moskou. Jena, 1858. T. 31. N 1. P. 1—85.

Becker A. K. Reise in die Kirgisensteppe, nach Astrachan und an das Caspische Meer // Bull. de la Societe Im. des Naturalistes de Moskou. Jena, 1866. T. 29, N 3. S. 163—207.

Keller B. A. Die Halbwüste bei Krasnoarmeisk (Sarepta) // Vegetationsbilder. Jena, 1927. R. 18. H. 4. S. 19—24.

Nylander W. Lecanora fruticulosa Eversm. // Flora. 1881. T. 39. 183 p.

Poelt J., Krüger U. Die Verbreitungsverheltnisse der Flechtengattung *Squamarina* in Europa // Feddes Repert. 1970. Bd 81. H. 1—5. S. 187—201.

Rabenhorst L. Lichenes Europaei exsiccati. Dresden, 1859.

Vainio E. Monographia Cladoniarum universsalis // Acta Soc. Fauna et Flora Fennica. 1894. T. 10. Pt 2. P. 229—399.

Волгоградский государственный педагогический университет

Получено 12 XI 1997

SUMMARY

The territory of the former German settlement Sarepta is situated on the border of the steppe and semidesert zones. The relief and topsoil are characterized by their heterogeneity adn complexity. All these factors promote the creation of various ecological conditions and development of the peculiar flora, including lichenoflora. There are 86 species and 17 families of lichens in Sarepta. The families *Parmeliaceae* (15 species), *Teloschistaceae* (13), *Lecanoraceae* (10), *Cladoniaceae* (7), *Acarosporaceae* (6), *Hymeneliaceae* (6) *Physciaceae* (6) predominate. Regarding substratum, epigeous (35 species), epilithic (21) and epiphytic (18) lichens prevail. The data obtained will be used for carrying out monitoring and organization of the landscape reserve.

УДК 582.715 : 576.316.7

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 11

© Т. А. Лихонос, Н. А. Калашник

КАРИОСИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *RHODIOLA* (*CRASSULACEAE*)

T. A. LIKHONOS, N. A. KALASHNIK. KARYOSYSTEMATICAL STUDY OF SOME SPECIES OF THE *RHODIOLA* GENUS (*CRASSULACEAE*)

Определены хромосомные числа 6 видов рода *Rhodiola*: *R. rosea*, *R. atropurpurea*, *R. linearifolia*, *R. arctica*, *R. iremelica*, *R. kirilowii*, в том числе у последних 3 видов впервые. Установлено, что виды ряда *Roseae* (*R. rosea*, *R. arctica*, *R. iremelica*, *R. atropurpurea*) являются диплоидами (2n = 22). Виды ряда *Linearifoliae* (*R. kirilowii* и *R. linearifolia*) — триплоидом (2n = 33) и анеуплоидной формой триплоида (2n = 32) соответственно. Основное число для изученных видов, предположительно, равно 11. Анализ составленных кариотипов позволил на основе числа и морфологии хромосом установить степень сходства и различия исследуемых видов.

Ключевые слова: числа хромосом, *Rhodiola*.

Род *Rhodiola* L. является одним из наиболее сложных в отношении систематики, так как многие представляющие его виды высокополиморфны.

В результате многолетних исследований рода *Rhodiola* с использованием анатомо-морфологических признаков в нем выделено 3 секции, 5 рядов и 23 вида (Борисова, 1970). Дальнейшие хемотаксономические исследования видов рода *Rhodiola* позволили установить некоторые филогенетические связи между выделенными ранее таксонами (Краснов и др., 1978; Куркин и др., 1986). Однако до настоящего времени в составе рода *Rhodiola* находятся несколько видов, о систематическом положении которых существуют различные мнения. Например, «критические» виды *R. arctica* Boriss., *R. iremelica* Boriss., *R. atropurpurea* (Turcz.) Trautv. et Mey. и др., вопрос о самостоятельности которых, по мнению многих исследователей, является спорным (Webb, 1964; Горчаковский, Шурова, 1982; Шурова, 1983; Петровский, 1984; Горчаковский, 1987, и др.).

В настоящее время в решении вопросов таксономии и филогении растений наряду с морфологическими, анатомическими и химическими методами широко используются цитогенетические методы, основанные на определении числа и изучении морфологии хромосом. К сожалению, цитогенетические методы практически не использовались в решении вопросов систематики рода *Rhodiola*. До недавнего времени были известны лишь числа хромосом 4 видов (Числа..., 1990), морфология хромосом видов рода *Rhodiola* ранее не изучалась. Цель настоящей работы — изучение кариотипов представителей рода *Rhodiola*. Предполагается, что результаты исследований будут использованы для решения спорных вопросов систематики рода.

Материал и методика

Исследовали 6 видов рода *Rhodiola*. В качестве материала использовали семена, собранные в местах естественного произрастания в районах Горного Алтая (*R. rosea* L.) и Южного Урала (*R. iremelica* Boriss.), а также семенной материал интродуцентов из коллекции Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН Санкт-Петербурга (*R. linearifolia* Boriss., *R. arctica* Boriss., *R. kirilowii* Regel ex Maxim., *R. atropurpurea* (Turcz.) Trautv. et Mey).

Семена стратифицировали при 0—2 °C на влажном ложе в течение 21 сут, затем обрабатывали 0.1 %-ным раствором перекиси водорода в течение 24 ч и проращивали во влажной среде при комнатной температуре на свету. Проростки подвергали предфиксационной обработке 0.1 %-ным раствором колхицина 4—5 ч и фиксировали в смеси спирт—уксусная кислота (3 : 1) в течение 12 ч, затем окрашивали 1 %-ным раствором ацетогематоксилина. Из меристематической ткани кончиков корня и основания листа проростков готовили давленые препараты стандартным способом (Паушева, 1974) и исследовали их под микроскопом при увеличении 90 × 10. Пластинки с хорошим разбросом хромосом фотографировали на пленку Микрат-200. Подсчет числа хромосом и изучение их морфологии проводили на увеличенных микрофотографиях. Следует отметить, что проведение кариологических исследований было затруднено из-за ряда причин. Семена родиол очень мелкие, и всхожесть их, как правило, невысокая. Проростки мелкие и имеют незначительную меристематическую зону, что затрудняет получение большого числа метафазных пластинок. Кроме того, все исследуемые виды имеют мелкие хромосомы со сходной морфологией.

Результаты и их обсуждение

В результате кариологических исследований определены хромосомные числа изученных видов (см. таблицу), причем для видов *R. iremelica*, *R. arctica*, *R. kirilowii* числа хромосом определены впервые. Составлены систематизированные кариотипы видов и описана морфология их хромосом (см. таблицу; рис. 1, 2).

Ряд *Roseae* (Praeger) Boriss. (см. таблицу; рис. 1). Все исследованные виды в клетках соматической ткани имеют 22 хромосомы. Центромеры хромосом *R. rosea* (рис. 1, *а*) слабо выражены, у двух пар хромосом обнаружены спутники точечного типа. У хромосом *R. iremelica* (рис. 1, *в*) плечи слабо дифференцированы. *R. arctica* имеет хромосомы более крупных размеров 0.9—2.8 мкм, центромеры их плохо выражены (рис. 1, *б*). У *R. atropurpurea* хромосомы самые мелкие, 0.3—0.9 мкм, центромеры их выражены четко (рис. 1, *г*). Спутничных хромосом у последних

Хромосомные числа исследуемых видов рода *Rhodiola*

Вид	Место сбора материала	Число хромосом в клетках соматической ткани		Морфологическая характеристика хромосом			
		по данным наших определений	по данным других исследований	Интервалы размеров хромосом, мкм	Наличие спутников	Типы хромосом	Степень выраженности центромер
Roseae							
R. rosea	Горный Алтай	22	22 (Жукова, 1966; Беляева, Сипливинский, 1980)	0.5—2.0	+	Не определяются	Плохо выражены
R. arctica	Санкт-Петербург, коллекция БИН	22	Не определялось	0.9—2.8	—	» »	Очень плохо выражены
R. iremelica	Южный Урал, гора Иремель	22	» »	0.6—1.6	—	» »	Плохо выражены
R. atropurpurea	Санкт-Петербург, коллекция БИН	22	22 (Жукова, 1965, 1967) ~ 38 (Жукова, Тихонова, 1973)	0.3—0.9	—	» »	» »
Linearifoliae							
R. linearifolia	То же	32	22 (Жукова, 1967)	0.7—1.1	—	27 метацентрических, 5 субметацентрических	Хорошо выражены
R. kirilowii	» »	33	Не определялось	0.7—1.4	—	9 метацентрических, 24 субметацентрических	» »

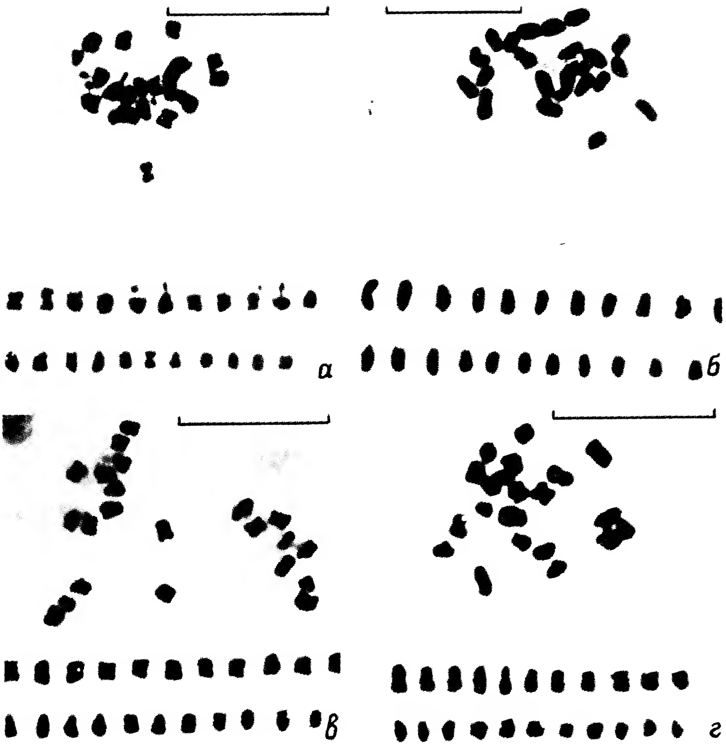


Рис. 1. Кариотипы видов рода *Rhodiola*, ряд *Roseae*.

- *Rhodiola rosea*, *б* — *R. arctica*, *в* — *R. iremelica*, *г* — *R. atropurpurea*. Масштабная линейка — 10 мкм.

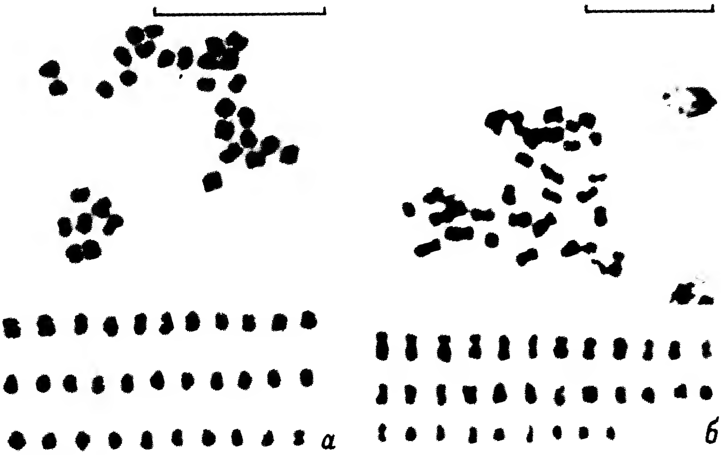


Рис. 2. Кариотипы видов рода *Rhodiola*, ряд *Linearifoliae*.

а — *Rhodiola linearifolia*, *б* — *R. kirilowii*. Масштабная линейка — 10 мкм.

3 видов не обнаружено. Идентификация хромосом и их классификация по типам у видов ряда *Roseae* затруднена.

Ряд *Linearifoliae* Boriss. (см. таблицу; рис. 2). У обоих изученных видов хорошо выраженные центромеры позволяют дифференцировать плечи хромосом и разделить последние по типам. В кариотипе *R. linearifolia* (рис. 2, *а*) можно выделить 5 более длинных хромосом субметацентрического типа и 27 хромосом метацентрического типа. У *R. kirilowii* (рис. 2, *б*) 9 хромосом набора могут быть отнесены к типу метацентрических, 24 — к типу субметацентрических.

Проведенные исследования показывают, что изучаемые виды различаются по следующим кариотипическим признакам: числу хромосом в кариотипе, их длине и морфологическим типам. Основное число хромосом у родиол, предположительно, равно 11. В таком случае представители разных рядов (*Roseae*, *Linearifoliae*) отличаются по уровню плоидности хромосомных наборов. Так, виды ряда *Roseae*: *R. rosea*, *R. arctica*, *R. iremelica*, *R. atropurpurea* — являются диплоидами (2x). В ряде *Linearifoliae* вид *R. kirilowii* является триплоидом (3x), а *R. linearifolia* — анеуплоидной формой триплоида (3x–1).

В литературе обсуждаются вопросы о видовой самостоятельности *R. atropurpurea*, *R. iremelica*, *R. arctica*. Некоторые исследователи считают их самостоятельными видами, другие — подвидами или экотипами *R. rosea*. Так, В. Н. Ворошилов (1966, 1982) считает *R. atropurpurea* разновидностью *R. rosea*. Е. А. Краснов с соавт. (1979), основываясь на результатах анализа химического состава *R. atropurpurea*, выражают сомнения в его видовой самостоятельности, в то время как В. А. Куркин с соавт. (1986), проведя химические исследования, считают более правильным рассматривать *R. atropurpurea* как самостоятельный вид.

D. A. Webb (1964) включает *R. iremelica* в состав *R. rosea*. П. Л. Горчаковский и Е. А. Шурова (Горчаковский, 1966, 1987; Горчаковский, Шурова, 1982; Шурова, 1983) считают *R. iremelica* экологической формой *R. rosea*. Однако результаты хемотаксономических исследований Краснова с соавт. (1978, 1979), Куркина с соавт. (1986) и морфологические исследования М. М. Ишмуратовой (1996) доказывают видовую самостоятельность *R. iremelica*.

О видовой самостоятельности *R. arctica* высказывается еще больше сомнений. A. Löve и D. Löve (1961) выделили ее в самостоятельный подвид *R. rosea* subsp. *arctica* (A. Boriss.) A. et D. Löve. Такого же мнения придерживаются А. В. Положий с соавт. (1985) и В. Н. Андреева с соавт. (1984). Однако В. В. Петровский (1984) *R. rosea* и *R. arctica* относит не только к одному виду, но и к одному подвиду *R. rosea* subsp. *rosea*. Краснов с соавт. (1979) и Куркин с соавт. (1986) установили, что *R. rosea* и *R. arctica* содержат аналогичный набор химических веществ, что не позволяет последнюю выделить в самостоятельный вид. Более поздние работы по анализу химического состава корневищ *R. arctica* (Сацыперова и др., 1991), напротив, свидетельствуют в пользу самостоятельности этого вида.

Проведенное нами кариологическое изучение представителей рода *Rhodiola* является продолжением более ранних исследований данного рода с целью уточнения и упорядочения его систематики. Анализ полученных кариотипов позволяет на основе числа и морфологии хромосом установить сходство и различие исследуемых видов. Так, для кариотипов в ряде *Roseae* характерно общее число хромосом, равное 22. Однако все виды этого ряда различаются между собой интервалами размеров хромосом. Хромосомы видов *R. arctica*, *R. atropurpurea*, *R. iremelica* сходны по морфологии, в то время как существенное отличие *R. rosea* от перечисленных трех видов этого ряда заключается в наличии в кариотипе хромосомы со спутниками (рис. 1, *а*). Обнаруженное отличие кариотипа *R. rosea* свидетельствует в пользу того, что других представителей ряда логичнее считать самостоятельными видами, чем подвидами или экотипами *R. rosea*. Обособленность *R. rosea* от других представителей ряда была также обнаружена ранее Куркиным с соавт. (1986), которые в результате хемотаксономических исследований определили, что только *R. rosea* содержит вещество розиридин, особенно высокое его содержание наблюдалось в образцах алтайского происхождения. Заметим, что для кариологических исследований *R. rosea* нами использовался семенной материал тоже из Горного Алтая. Возможно, наличие специфического для *R. rosea* вещества розиридина имеет связь с обнаруженными у этого вида хромосомными спутниками. Для подтверждения этого предположения необходимо исследование кариотипа *R. rosea* из других местообитаний, где наблюдалось пониженное содержание розиридина или полное его отсутствие (Закарпатье, Читинская область, Дальний Восток).

Исследованные нами представители ряда *Linearifoliae* — *R. linearifolia* и *R. kirilowii* — отличаются от представителей ряда *Roseae* более высоким уровнем плоидности хромосомных наборов и более четкой дифференциацией хромосом на плечи. *R. linearifolia* и *R. kirilowii* имеют четкие межвидовые различия как на морфологическом, так и на хромосомном уровнях.

Таким образом, результаты кариологического анализа исследованных нами представителей рода *Rhodiola* подтверждают правильность их видовой дифференциации и таксономического положения, предлагаемых во «Флоре СССР» (Борисова, 1939) с добавлениями и исправлениями (Борисова, 1970).

Авторы выражают благодарность Ирине Анатольевне Паутовой (БИН) за предоставленный семенной материал видов *R. linearifolia*, *R. arctica*, *R. kirilowii*, *R. atropurpurea*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреева В. Н., Похилько А. А., Царева В. Т. Биологическая флора Мурманской области. Апатиты, 1984.

Борисова А. Г. Сем. Толстянковых — *Crassulaceae* DC. // Флора СССР. М.; Л., 1939. Т. 9. С. 8—39.

Борисова А. Г. Конспект системы сем. *Crassulaceae* DC. флоры СССР // Новости сист. высш. раст. Л., 1970. Т. 6. С. 112—121.

Ворошилов В. Н. Флора советского Дальнего Востока. М., 1966. 277 с.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Горчаковский П. Л. Флора и растительность высокогорного Урала. Свердловск, 1966. 272 с. (Тр. Института экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР. Вып. 48).

Горчаковский П. Л. Эндемичные и реликтовые элементы во флоре Урала и их происхождение. М., 1987. 375 с.

Горчаковский П. Л., Шурова Е. А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М., 1982. 207 с.

Ишмуратова М. М. Биологические и химические особенности культуры тканей *Rhodiola rosea* L. и *Rhodiola iremelica* Boriss. и возможность их интродукции в Башкортостане (на примере г. Уфы): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 1996. 20 с.

Краснов Е. А., Куваев В. Б., Хоружая Т. Г. Хемосистематическое исследование видов *Rhodiola* L. // Раст. ресурсы. 1978. Т. 14. Вып. 2. С. 153—160.

Краснов Е. А., Саратиков А. С., Суров Ю. П. Растения семейства толстянковых. Томск, 1979. 208 с.

Куркин К. А., Запесочная Г. Г., Горбунов Ю. Н. и др. Химическое исследование некоторых видов рода *Rhodiola* L. и *Sedum* L. и вопросы их систематики // Раст. ресурсы. 1986. Т. 22. Вып. 3. С. 310—319.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1974. 150 с.

Петровский В. В. Род *Rhodiola* L. // Арктическая флора СССР. Л., 1984. Т. 9. Ч. 1. С. 10—15.

Положий А. В., Ревякина Н. В., Ким Е. Ф., Свиридова Г. П. Родиола розовая, золотой корень — *Rhodiola rosea* L. // Биология растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск, 1985. С. 85—114.

Сацыперова И. Ф., Куркин В. А., Запесочная Г. Г., Паутова И. А. Химический состав корневищ *Rhodiola arctica* Boriss., интродуцированной в Ленинградскую область // Раст. ресурсы. 1991. Т. 27. Вып. 4. С. 55—60.

Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: Семейства *Aceraceae* — *Menyanthaceae*. Л., 1990. 509 с.

Шурова Е. А. К флоре горы Иремель (Южный Урал) // Флористические и геоботанические исследования на Урале. Свердловск, 1983. С. 62—75.

Löve A., Löve D. Some nomenclature changes in the European flora // Bot. Notiser. 1961. Vol. 114. N 1. P. 52.

Webb D. A. Crassulaceae // Flora Europaea. Cambridge, 1964. Vol. 1. P. 350—364.

Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН
Уфа

Получено 14 IV 1998

SUMMARY

Chromosome numbers of six species of *Rhodiola* genus, *R. rosea* L., *R. atropurpurea* (Turcz.) Trautv. et Mey., *R. linearifolia* Boriss., *R. arctica* Boriss., *R. iremelica* Boriss., *R. kirilowii* Regel ex Maxim., are determined; for the last three species they were found for the first time. It is shown that the species of *Roseae* (Praeger) Boriss. series, *R. rosea*, *R. arctica*, *R. iremelica*, *R. atropurpurea* are diploids (2n = 22). The species of *Linearifoliae* Boriss. series, *R. kirilowii*, *R. linearifolia* are triploids (2n = 33) and aneuploid from of triploid (2n = 32). The basic number for the species studied is supposedly 11. The analysis of composed karyotypes allowed to determine the degree of similarity and difference of species investigated on the basis of chromosome numbers and morphology.

УДК 582.572.2

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 11

© Г. Л. Кудряшова, Т. Н. Попова

К ТАКСОНОМИИ ЛУКОВ *ALLIUM ALBIDUM* И *A. FLAVESCENS* (*ALLIACEAE*)

G. L. KUDRJASHOVA, T. N. POPOVA. ON THE TAXONOMY OF *ALLIUM ALBIDUM* AND *A. FLAVESCENS* (*ALLIACEAE*)

Обсуждаются номенклатурные вопросы и уточняются ареалы *Allium albidum* и *A. flavescens*. Проведена лектотипификация *A. albidum*, *A. angulosum* var. *caucasicum* (*A. albidum* subsp. *caucasicum*), *A. flavescens*. Отрицается необходимость выделения подвидов в границах вида *A. albidum*.

Ключевые слова: *Allium albidum*, *A. flavescens*, номенклатура.

Allium albidum Fisch. ex Bieb. (sect. *Rhizirideum* G. Don ex Koch) — один из широко распространенных на Кавказе видов рода (Гроссгейм, 1940; Кудряшова, 1990, 1992). Кроме Кавказа (ЗП, ЗК, ЦК, ВК, СЗЗ, ЮЗЗ, ЮЗ) он встречается в прилегающих районах Малой Азии, в Европе известен только в Крыму. Из видов этого родства в Восточной Европе произрастают *A. flavescens* Bess. и *A. angulosum* L., который приводится также для Западной Сибири (Омельчук-Мякушко, 1979).

W. Stearn (1978, 1980), монограф рода *Allium*, не признал самостоятельности *A. flavescens* и синонимизировал его с *A. albidum*, при этом изменил объем и ареал последнего: *A. albidum* subsp. *albidum* — Восточная Европа, исключая Крым, а для Кавказа Stearn принял особый подвид *A. albidum* subsp. *caucasicum* (Regel) Stearn. Ввиду того что этот подвид принят в некоторых флорах и сводках (Stearn, 1980; Kollmann, 1984; Черепанов, 1995), необходимо подробно рассмотреть номенклатуру *A. albidum*, что отчасти было предпринято ранее (Кудряшова, 1990), установить гербарный тип вида.

Впервые этот вид привели для Кавказа И. Гюльденштедт (Gueldenstadt, 1787) и М. Биберштейн (Bieberstein, 1808) под названием *A. angulosum* L., а в 1819 г. Биберштейн описал его в качестве самостоятельного вида *A. albidum*. При диагнозе им цитируются собственное описание *A. angulosum* 1808 г. (N 657), каталоги Ф. Фишера (Fischer, 1812) и В. Бессера (Besser, 1816), где название *A. albidum* было дано без латинского диагноза и географических указаний. Позднее Бессер (Besser, 1822) дал подробный латинский диагноз *A. albidum*, процитировал название Биберштейна (Bieberstein, 1819) одновременно с описанием своего нового вида *A. flavescens* Bess. (с желтыми цветками и узкими полуцилиндрическими листьями), растущего на юго-западе Восточной Европы.

В ботанической литературе вплоть до 1970-х гг. авторами вида *A. albidum* обычно указывались «Fisch. ex Bess.» или просто «Fisch.», несмотря на неоспоримость приоритета Биберштейна как автора вида *A. albidum*. Н. Б. Чолокашвили (1975, 1977) в перечне кавказских видов при обзоре системы рода *Allium* указала правильно авторов: *A. albidum* Fisch. ex Bieb., но без цитирования первоисточника, затем Stearn (1978) процитировал работу Биберштейна (Bieberstein, 1819). Однако в понимание объема *A. albidum* и его географического распространения им была внесена значительная путаница, по-видимому, из-за некритического отношения к работам Э. Регеля.

Регель (Regel, 1875) принимал для Кавказа *A. angulosum* var. *caucasicum* с плоскими линейными листьями и розоватыми, иногда беловатыми цветками (в действительности — *A. albidum*) и приводил для этого же региона «*A. albidum*»: с полуцилиндрическими листьями и лепестками белыми и желтоватыми — подобного сочетания признаков у кавказских луков этой группы не встречается. Stearn (1978), следуя Регелю, принял в качестве *A. albidum* subsp. *albidum* растения с желтыми лепестками (т. е. *A. flavescens*, который приводится им как синоним подвида) и указал его для Болгарии, Румынии, европейской части СССР и Кавказа, а разновидность с белыми лепестками, описанную Регелем в границах *A. angulosum*, Stearn (1978 : 126) в ранге подвида отнес к *A. albidum* subsp. *caucasicum* (Regel) Stearn, но привел его для «юга европейской России, Крыма, северной Азии», не указав Кавказа. Позднее Stearn (1980) указанный подвид привел для Кавказа и Крыма, а типовой подвид (включая *A. flavescens*), в понимании Stearn с желтыми лепестками, — для Европы, исключая Крым. Так же трактуется *A. albidum* в обработке для флоры Турции (Kollmann, 1984).

Биосистематическое изучение *A. albidum* на Кавказе выявило, что изменчивость этого вида связана с особенностями рельефа, режимом увлажнения почвы, но не имеет географической приуроченности, и он не распадается на географические расы, что делает излишним описание особого кавказского подвида. При этом он не имеет цветовых вариаций (желтых лепестков), поэтому неправомерно синонимизировать с ним *A. flavescens*, имеющий значительные морфологические отличия и особый ареал.

Считаем необходимым привести синонимику видов *A. albidum* и *A. flavescens*.

A. albidum Fisch. ex Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3: 260; Bess. 1822, Enum. Pl. Volhyn. : 55, cum auct. Fisch.; Гроссг. 1928, Фл. Кавк. 1 : 209; он же, 1949, Опред. раст. Кавк.: 615, cum auct. Fisch.; Введ. 1935, Фл. СССР, 4 : 164, cum auct. Fisch. ex Bess.; Косенко, 1970, Опред. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк.: 524, cum auct. Fisch. ex Bess.; Чолокашвили, 1975, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 31 : 36; Галушко, 1978, Фл. Сев. Кавк. 1 : 167, cum auct. Fisch. ex Bess.; Stearn, 1978, Ann. Musei Goulandris, 4 : 126 (excl. syn. *A. flavescens*); idem, 1980, Fl. Europ. 5 : 54; Омельчук-Мякушко, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 4 : 272, cum auct. Fisch. ex Bess.; Кудряшова, 1990, Бот. журн. 75, 6 : 830; она же, 1992, Бот. журн. 77, 4 : 86. — *A. albidum* Fisch. 1812, Catal. hort. Gorenk. : 10, nom. nud.; Besser, 1816, Catal. hort. cremen. : 5, nom. nud. — *A. angulosum* var. *caucasicum* Regel, 1875, Acta Horti Petrop. 3 : 145 (All. Monogr.). — *A. albidum* Bieb. subsp. *caucasicum* (Regel) Stearn, 1978, Ann. Musei Goulandris, 4 : 126; idem, 1980, Fl. Europ. 5 : 54; Kollmann, 1984, Fl. Turk. 8 : 116. — *A. angulosum* auct. non L. : Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 265.

Описан с Кавказа (M. Bieberstein, 1808, 1 : 265, N 657, *A. angulosum*): «in Caucasi subalpini saxosis».

Lectotypus (Kudrjashova, Popova, h. l.): «Allium angulosum varietas albidum. Ex Caucaso [fl.] [M. Bieberstein]» (LE!). Этот гербарный образец был процитирован ранее (Кудряшова, 1990 : 831), но без указания категории типа.

В общем секторе Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН хранятся 2 гербарных листа: 1) «*A. albidum* Hb. Gor. [fl.]»; 2) «*Allium angulosum*. Cauc. [fl.], Stev.», на этом же гербарном листе имеется этикетка на бумаге синего цвета (начало XIX в.) с надписью «Hort. Gorenk.». Только предположительно их можно относить к первоначальному материалу, имевшемуся у автора вида — Биберштейна. Как указано выше, он цитирует Каталоги Фишера и Бессера, где название *A. albidum* не сопровождается ни описаниями, ни указаниями на географическое происхождение материала по виду, поэтому нет возможности идентифицировать гербарные материалы с уверенностью.

A. albidum Fisch. ex Bieb. subsp. *caucasicum* (Regel) Stearn, 1978, Ann. Musei Goulandris, 4 : 126; idem, 1980, Fl. Europ. 5 : 54; Kollmann, 1984, Fl. Turk. 8 : 116; Кудряшова, 1990, Бот. журн. 75, 6 : 830, pro syn. *A. albidum* Fisch. ex Bieb. — *A. angulosum* var. *caucasicum* Regel, 1875, Acta Horti Petrop. 3 : 145 (All. Monogr.).

Описан из Закавказья (Грузии, Армении) и Дагестана.

Принимая *A. albidum* subsp. *caucasicum* полным синонимом *A. albidum* s. str. (см. выше), но учитывая его использование в некоторых сопредельных Кавказу «флорах», обращаем внимание на неточное указание его синтипов (Kollmann, 1984): «in Caucaso prope Elisabethpol, Frick» (Карабах), повторившее неточность автора разновидности (Regel, 1875 : 145): «in Caucaso prope Elisabethpol (leg. Frick), in prov. Daghestan (leg. Becker), prope Goksshai (leg. Radde)».

На самом деле в гербарии БИН (LE) хранятся образцы с определениями Регеля (*Allium angulosum* var. *caucasicum*), собранные Фриком из Грузии — «pr. pag. Elisabeththal».

Lectotypus (et isolectotypus) (Kudrjashova, Popova, h. l.): Закавказье, Грузия, «In mont. Somchetiae, pr. pag. Elisabeththal. VII 1845 [fl., fr.], N 865, Frick» (LE!).

Syntypus (? isolectotypus): «Elisabeththal. acc. Frick. 1847, Hb Meyer» (LE!).

Syntypus: «Daghestan, Krys. 1873 [fl.] N 81. A. Becker» (LE!).

Syntypus: Закавказье, Армения, «prope Goktschai. 4 VII [18] 71, [bulb]. N 376. G. Radde» (LE!).

В качестве лектотипа выбран гербарный образец с этикеткой, написанной рукой Фрика (N 865), и с определением Регеля: изолектотипа — гербарный лист с этикеткой, переписанной рукой Мейера и повторяющей текст Фрика, но дополненной датой сбора («Jul. 1845. In mont. Somchetiae»).

A. flavescens Bess. 1822, Enum. Pl. Volhyn. : 56; Введ. 1935, Фл. СССР, 4 : 165; Омельчук-Мякушко, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 4 : 272; Фризен, 1988, Луковые Сибири : 117. — *A. angulosum* var. *flavescens* (Bess.) Regel, 1875, Acta Horti Petrop. 3 : 145. — *A. albidum* auct. non Fisch. ex Bieb. : Regel, 1875, Acta Horti Petrop. 3 : 151; Stearn, 1978, Ann. Musei Goulandris, 4 : 126; idem, 1980, Fl. Europ. 5 : 54.

Описан из Западной Украины: «In Podolia australi, A[ndrzeiowski]».

Lectotypus (Kudrjashova, Popova, h. l.): «In apricis Podol. australi. [fl.] Herb. Besser» (LE!).

Омельчук-Мякушко (1979) неточно («In apricis Podolacentis») процитировала гербарный образец, без указания места хранения типа (в соответствии с макетом издания «Флоры европейской части СССР»).

Указание на место произрастания вида установлено по ссылке Бессера (Besser, 1822) на ранее упомянутый вид: «*A. longispathum*», а также ссылкой на N 399, стр. 14: «Pod. A.».

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 99-04-49790).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Т. 2. 2-е изд. Баку, 1940. 284 с.

Кудряшова Г. Л. Кариосистематические заметки о кавказских видах рода *Allium* (*Alliaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 6. С. 829—832.

Кудряшова Г. Л. Конспект видов рода *Allium* (*Alliaceae*) Кавказа // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 86—88.

Омельчук-Мякушко Т. Я. Род *Allium* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 261—275.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Чолокашвили Н. Б. К изучению системы рода *Allium* L. // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). 1975. Вып. 31. С. 36—54.

Чолокашвили Н. Б. Обзор системы кавказских представителей рода *Allium* L. // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). 1977. Вып. 34. С. 21—33.

Besser W. S. Catalogus plantarum in horto botanico Gymnasii volhynensis Cremeneci cultarum. Cremeneci, 1816. 16 p.

Besser W. S. Enumeratio plantarum Volhyniae, Podoliae Gub. Kiiov... Vilnae, 1822. 111 p.

Bieberstein M. Flora taurico-caucasica. T. 1. Charkoviae, 1808. 428 p.

Bieberstein M. Flora taurico-caucasica. T. 3. Supplementum. Charkoviae, 1819. 654 p.

Fischer F. Catalogue du Jardin des plantes a Gorenki. St. Petersburg, 1812. 76 p.

Gueldenstadt I. A. Reisen durch Russland und im Caucasischen Gebirge... St. Petersburg, 1787. 511 p.

Kollmann F. Gen. *Allium* L. // Flora of Turkey. Edinburgh, 1984. T. 8. P. 98—211.

Regel E. Alliorum adhuc cognitorum monographia // Acta Horti Petrop. 1875. T. 3. N 2. P. 3—256.

Stearn W. T. European species of *Allium* and allied genera of *Alliaceae*: a synonymic enumeration // Ann. Musei Goulandris. 1978. N 4. P. 83—198.

Stearn W. T. Gen. *Allium* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1980. T. 5. P. 49—69.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 2 IV 1999

SUMMARY

Nomenclatural problems and areas of *Allium albidum* Fisch. ex Bieb. and *A. flavescens* Bess. are discussed. Lectotypes of *A. albidum*, *A. angulosum* var. *caucasicum* Regel (*A. albidum* subsp. *caucasicum* (Regel) Stearn), *A. flavescens* are designed. It is not necessary to distinguish any subspecies in *A. albidum*.

УДК 581.132 : 582.47(571.53)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 11

© А. С. Щербатюк, Л. В. Русакова, Г. Г. Суворова,
Л. С. Янькова, Л. Д. Копытова

ФОТОСИНТЕЗ ХВОЙНЫХ КАК ИНДИКАТОР ИХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ

A. S. SCHERBATJUK, L. V. RUSAKOVA, G. G. SUVOROVA, L. S. YJANKOVA, L. D. KOPYTOVA.
PHOTOSYNTHESIS IN CONIFERS AS AN INDICATOR OF THEIR ECOLOGY

Исследовали дневные и вегетационные изменения CO_2-газообмена у *Larix sibirica*, *Pinus sylvestris* и *Picea obovata* в связи с климатическими условиями. Корреляционный анализ показал, что в лесной зоне Прибайкалья основными факторами, определяющими закономерности функционирования процесса усвоения CO_2 у хвойных, являются освещенность, температура воздуха и почвы, запасы почвенной влаги. Количество ведущих факторов, направленность и теснота их связи с фотосинтезом находятся в соответствии с экологическими особенностями видов хвойных. При большом массиве данных об ассимиляционной деятельности, полученных на широком градиенте факторов среды (от оптимальных до стрессовых значений), характер изменения любого показателя фотосинтеза объективно отражает экологическую видоспецифичность хвойных растений. В стрессовых ситуациях видоспецифичность проявляется контрастнее и за более короткие сроки. Показатели фотосинтеза могут использоваться как для выявления экологического статуса видов хвойных, так и для оценки их устойчивости к природным и антропогенным аномалиям.

Ключевые слова: хвойные, фотосинтез, фактор среды, экологический статус, устойчивость.

Эколого-физиологические исследования CO_2-газообмена древесных растений в течение длительного времени были связаны с поиском возможностей оптимизации продукционного процесса. При этом большое внимание уделялось изучению зависимости фотосинтеза от факторов внешней среды (Fuchs et al., 1977a, b; Pelkonen, Hari, 1980; Troeng, Linder, 1980; Голомазова, 1981; Jurik et al., 1988). В последние годы отдельные показатели фотосинтеза древесных все чаще стали применяться для оценки их состояния и устойчивости к неблагоприятному воздействию антропогенных факторов (Барахтенова, Николаевский, 1988; Барахтенова и др., 1988; Кайбияйнен и др., 1994, 1995). Индикационное направление при изучении фотосинтеза развивается также и на фитоценотическом уровне. В растительных сообществах жизненные позиции видов-доминантов (экологический и фитоценотический статус, устойчивость к стрессам) устанавливаются посредством системного анализа совокупности нормированных интегральных параметров фотосинтеза (Слемнев, 1989, 1996; Чойжамц и др., 1997).

Цель нашего исследования состояла в изучении временных изменений CO_2-газообмена в связи с ведущими климатообразующими факторами у основных лесообразующих пород лесной зоны Прибайкалья, а также в использовании этих данных для диагностики их экологических свойств.

Материал и методика

Изучение фотосинтеза 12-летних культур лиственницы сибирской *Larix sibirica* Ledeb., сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. и ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. проводили в 1995 и 1996 гг. в питомнике, заложенном в 1985 г. на окраине г. Иркутска. Питомник расположен на пологом склоне (2—3°) восточной экспозиции на серой лесной неоподзоленной суглинистой почве. Для посадки использовали 2-летние саженцы. Культуры не поливали, первые 3 года пропалывали. Для исследований отбирали по 3 модельных дерева каждого вида.

Фотосинтез определяли с середины мая до середины октября на хвое 2-го года жизни у сосны и ели и на хвое с прошлогодних побегов у лиственницы с помощью 12-канальной газометрической установки, смонтированной на основе инфракрасного газоанализатора «Infralyt-4» (Щербатюк, 1990). Полиэтиленовые ассимиляционные камеры размещали на интактных побегах в средней части кроны с южной стороны.

Длительность наблюдений составила 76 сут в 1995 г. и 80 сут в 1996 г. Расчет интенсивности фотосинтеза производили в мкмоль CO_2/(м^2 поверхности хвои · с) на каждый час (+10 мин) светлого времени суток (Лонг, Холлгрен, 1989). Площадь поверхности хвои, помещаемой в ассимиляционную камеру, рассчитывали по специальным таблицам (Цельникер, 1982; Цельникер, Ельчина, 1996). Для определения дневной и вегетационной продуктивности усвоения CO_2 строили графики по средним величинам фотосинтеза из 3 повторностей (с 3 моделей) (Fuchs et al., 1977; Fichter et al., 1994).

Параллельно с измерением углекислотного газообмена регистрировали осадки, вели непрерывную запись температуры воздуха и почвы, влажности воздуха, солнечной радиации. Ежедекадно термовесовым методом определяли влажность почвы в метровом слое через 10 см. Запасы доступной почвенной влаги рассчитывали по общепринятой методике (Федоровский, 1975). Влажность завядания определяли по максимальной гигроскопичности с применением коэффициента 1.5 (Николаев, 1948). Более подробные сведения о методах и использованном оборудовании приведены в наших предыдущих публикациях (Щербатюк, 1990; Щербатюк и др., 1991).

Результаты и обсуждение

Вегетационный период 1995 г. в целом следует охарактеризовать как засушливый (табл. 1). Особенно мало осадков выпало с 20 мая по 31 июля — 93 мм против 178 мм по среднемноголетней норме. Летом в течение месяца (с 20 июня по 21 июля) дождей не было вообще. В середине июля запасы доступной влаги в верхнем полуметровом слое почвы снизились до 27 мм (рис. 1). Засушливый период сопровождался высокими температурами воздуха и почвы, а также повышенным уровнем инсоляции. Усиление наступившей засухи было предотвращено выпадением 21 и 22 июля 30 мм осадков. Они не обеспечили существенного пополнения запасов влаги в почве, но инициировали нормальное развитие растений во второй половине вегетации.

ТАБЛИЦА 1

Климатическая характеристика вегетационных периодов 1995 и 1996 гг.

Показатель	Год	Месяц						Сумма
		V (20—31)	VI	VII	VIII	IX	X	
Осадки, мм	1995	15	48	30	136	38	18	285
	1996	18	108	127	85	31	10	379
	Среднее многолетнее	16	70	92	85	44	21	328
Среднемесячная температура воздуха, °С	1995	9.7	15.3	18.8	16.8	7.8	3.3	—
	1996	15.5	14.0	20.1	15.6	7.7	2.1	—
	Среднее многолетнее	10.3	14.8	17.6	15.0	8.1	0.5	—
Среднемесячная температура почвы на глубине 20 см, °С	1995	5.0	9.6	14.2	15.1	10.0	5.1	—
	1996	6.5	8.8	13.2	14.0	8.8	5.6	—
	Среднее многолетнее	6.0	12.8	16.8	15.9	10.3	3.1	—
Суммарная солнечная радиация, моль/(м^2 · мес)	1995	2539	3314	3202	2691	1329	1240	—
	1996	2254	2494	3214	2635	1770	1135	—
	Среднее многолетнее	2720	2808	2637	2219	1647	1076	—

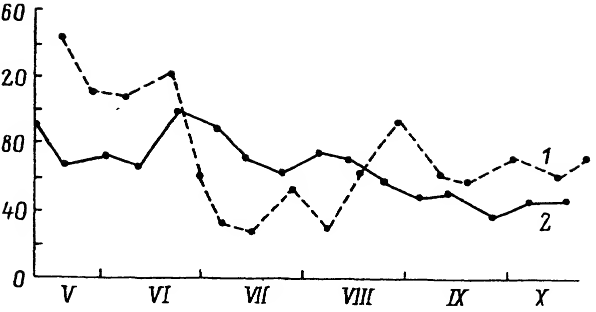


Рис. 1. Вегетационные изменения запаса доступной почвенной влаги в горизонте 0—50 см.

1 — 1995 г., 2 — 1996 г. По оси абсцисс — месяцы; по оси ординат — запас влаги, мм.

Весенне-летний сезон 1996 г. был дождливым. В мае—июле количество осадков в 2.7 раза превысило среднюю многолетнюю норму и сумму осадков за аналогичный период в 1995 г. Уменьшение количества осадков в августе—октябре на 16 и 34 % в сравнении соответственно со среднемноголетней нормой и осадками за эти же месяцы в 1995 г. вызвало иссушение почвы. Запасы влаги в ней со второй декады августа и до конца наблюдений были меньше, чем в 1995 г., и в среднем составили 43—47 мм.

Следовательно, особенностями погодной обстановки 2 лет наблюдений следует считать почвенную засуху в июле—первой декаде августа в 1995 г. Влажность почвы в этот период в наиболее насыщенном корнями растений горизонте (0—50 см) была близкой к влажности завядания. Первая половина вегетации 1996 г. отличалась дождливой погодой. Осенний же дефицит влаги в почве был не столь значительным, как летом 1995 г., и не отразился на состоянии растений.

Отмеченные особенности погодных условий проявились в вегетационной динамике ассимиляционной активности исследованных хвойных. Для сезонного хода фотосинтеза 3 видов в 1995 г. свойствен июльский «провал» — депрессия, совпавшая по времени с почвенной засухой (рис. 2). У более требовательной к влаге ели (Орлов, 1996) в отдельные засушливые дни (как правило, с температурой воздуха выше 25 °С) депрессия сопровождалась выделением CO_2 на свету и его отрицательным дневным балансом. Последействие продолжительного водного стресса отразилось на уровне фотосинтеза в течение всего последующего периода вегетации 1995 г., несмотря на улучшение условий почвенного увлажнения. В августе—октябре продуктивность фотосинтеза у лиственницы, сосны и особенно у ели была ниже по сравнению с таковой в весенние месяцы этого года, а также намного ниже, чем осенью 1996 г. с менее благоприятными показателями тепло- и влагообеспеченности местообитаний (табл. 1; рис. 1—3).

Связь ассимиляционной способности хвойных с увлажненностью экотопов прослеживается также в дневной динамике процесса. В качестве примеров представлены дневные изменения фотосинтеза растений в дни с оптимальным и стрессовым состоянием влагообеспеченности почвогрунтов (рис. 4). При оптимальных условиях увлажнения (106 мм) дневной ход фотосинтеза исследованных видов хвойных имел сходный характер (рис. 4, *А*). Различались они только по уровню фотосинтетической способности: у сосны в течение дня (кроме ранних утренних и вечерних часов) он варьировал в пределах 3.0, а у ели и лиственницы — в узком диапазоне 1.2—1.4 мкмоль $CO_2/(м^2 \cdot с)$. На фоне острого дефицита почвенной влаги (36 мм) и высокой температуры воздуха (33 °С в 16 ч) кривые фотосинтеза приобрели ярко выраженный депрессионный характер (рис. 4, *Б*). Различия между видами заключались в продолжительности и глубине депрессии усвоения CO_2. У ели наблюдалось значительное (до –0.4—0.5 мкмоль/$(м^2 \cdot с)$) выделение CO_2 на свету с 10 до 19 ч, у сосны — слабая эмиссия CO_2 продолжалась только с 12 до 17 ч, тогда как у лиственницы CO_2-газообмен, хотя и на низком уровне (0.1—0.3 мкмоль/$(м^2 \cdot с)$), но был положительным в течение всего светлого времени суток.

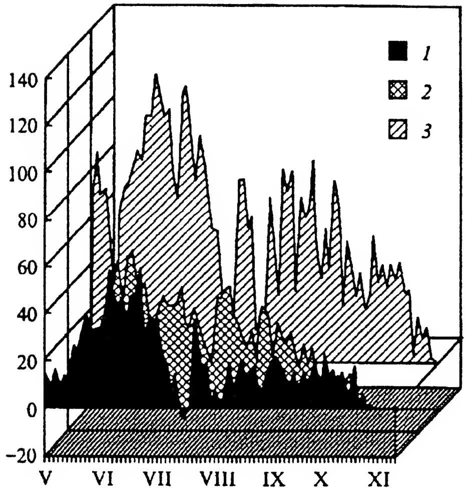


Рис. 2. Вегетационные изменения дневной продуктивности фотосинтеза видов хвойных в 1995 г.

1 — ель, *2* — лиственница, *3* — сосна. По оси абсцисс — месяцы; по оси ординат — продуктивность фотосинтеза, ммоль $CO_2/(м^2 \cdot день)$. Суммарная продуктивность фотосинтеза за вегетационный период: ель — 3.10, лиственница — 3.08, сосна — 9.18 моль $CO_2/м^2$ поверхности хвои.

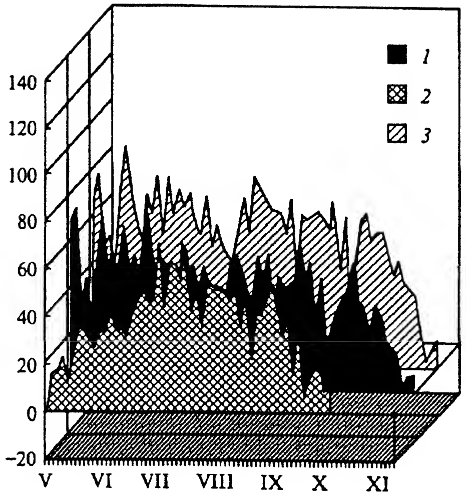


Рис. 3. Вегетационные изменения дневной продуктивности фотосинтеза видов хвойных в 1996 г.

Обозначения те же, что и на рис. 2. Суммарная продуктивность фотосинтеза за вегетационный период: ель — 6.76, лиственница — 4.88, сосна — 8.71 моль $CO_2/м^2$ поверхности хвои.

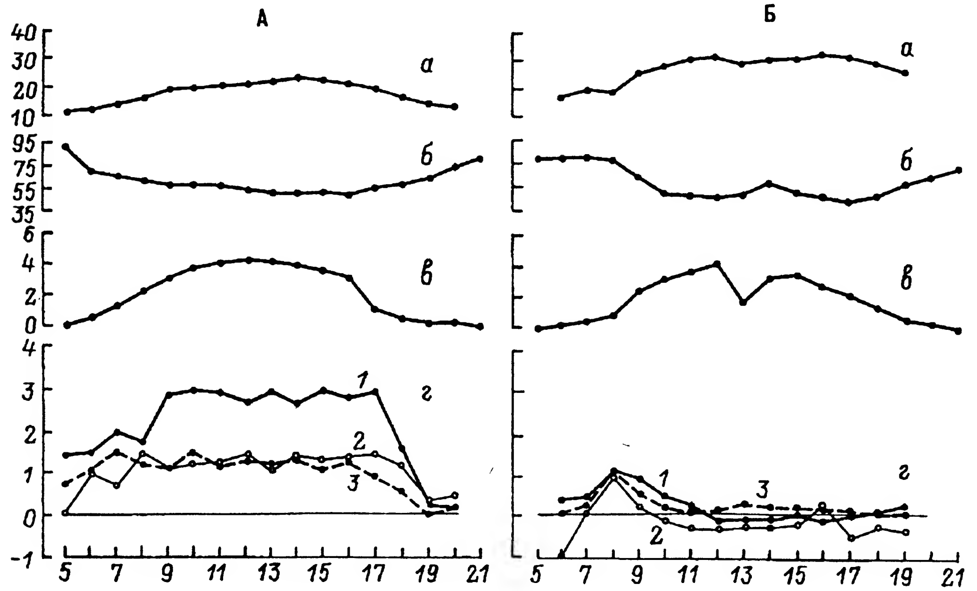


Рис. 4. Дневные изменения факторов внешней среды и CO_2-газообмена у видов хвойных при разной увлажненности почвы.

Запас влаги в слое почвы 0—50 см: *А* — 106 мм, *Б* — 36 мм. *1* — сосна, *2* — ель, *3* — лиственница. По осям абсцисс — время, ч. По осям ординат: *а* — температура воздуха, °С; *б* — относительная влажность воздуха, %; *в* — суммарная солнечная радиация, ммоль $/(м^2 \cdot с)$; *г* — CO_2-газообмен, мкмоль $/(м^2 \cdot с)$.

ТАБЛИЦА 2

Изменение дневной продуктивности фотосинтеза видов хвойных и факторов внешней среды в разные периоды вегетации 1995 и 1996 гг.

Сезон, дата	Продуктивность фотосинтеза, ммоль $CO_2/(м^2 \cdot день)$			Факторы среды				
	Сосна	Ель	Лиственница	ЗДВ	Q	Тв	Тп	W
Лето, 1995 г.								
Влажный период								
22 VI	113.2	27.8	74.1	120	125	17.3	10	61
Засушливый период								
18 VII	22.3	−1.8	18.3	34	102	25.8	15	62
19 VII	11.5	−3.2	12.2	36	107	27.8	16	58
1 VIII	13.1	3.5	63.6	41	123	24.1	16	58
2 VIII	22.9	8.4	58.7	39	115	24.1	16	58
3 VIII	19.7	2.5	18.9	37	112	24.5	16	63
8 VIII	31.3	7.7	17.4	35	106	18.2	15	75
Среднее	20.1	2.8	31.5	37	111	24.1	16	62
Осень, 1996 г.								
Влажный период								
3 IX	69.8	52.6	—	50	79	15.0	11	78
Засушливый период								
24 IX	56.7	36.8	—	39	68	14.1	9	60
25 IX	49.5	34.5	—	38	71	15.1	9	60
Среднее	53.1	35.6	—	38	70	14.6	9	60

Примечание. ЗДВ — запас доступной влаги в слое почвы 0—50 см, мм; Q — суммарная солнечная радиация, моль/$(м^2 \cdot день)$; Тв — средняя дневная температура воздуха, °С; Тп — средняя дневная температура почвы на глубине 20 см, °С; W — средняя дневная относительная влажность воздуха, %. Прочерк означает отсутствие данных.

Неодинаковый характер временны́х изменений фотосинтеза растений указывает на видоспецифичность реакции фотосинтеза хвойных на влагообеспеченность местообитаний. Видоспецифичность становится еще более очевидной при сравнении той же реакции по интегральным показателям фотосинтеза — дневной и вегетационной продуктивности. В табл. 2 приведены данные о дневной фотосинтетической продуктивности исследованных видов, полученные в отдельные дни и периоды лета 1995 г. и осени 1996 г., кардинально различавшихся главным образом по запасам влаги в почве. В летнюю засуху по сравнению с влажным периодом продуктивность фотосинтеза у влаголюбивой ели уменьшилась почти в 10 раз, у сосны — в 5.6 раза. Лиственница снизила ассимиляционную активность только в 2.4 раза. В сентябре снижение фотосинтетической продуктивности ели в 1.5 раза и сосны в 1.3 раза было пропорциональным падению уровня увлажненности почвы. Лиственница к этому времени утратила способность к фотосинтезу из-за массового пожелтения хвои.

Однако более реальное представление об экологических особенностях видов хвойных можно получить, по-видимому, при сопоставлении их фотосинтетической деятельности в засушливом (в период активной вегетации) 1995 г. и относительно благоприятном по влагообеспеченности (в этот же период) 1996 г. Продуктивность фотосинтеза за вегетационный сезон 1995 г. у ели была ниже, чем в 1996 г., в 2.2 раза, а у лиственницы — в 1.6 раза. Сосна же проявила индифферентность к разным экологическим режимам. Ее фотосинтетическая продуктивность оказалась практически одинаковой в оба года (рис. 2, 3). Меньшая величина продуктивности сосны в

ТАБЛИЦА 3

Коэффициенты корреляции связи дневной продуктивности фотосинтеза видов хвойных с факторами среды

Факторы среды	Сосна		Ель		Лиственница	
	1995 г.	1996 г.	1995 г.	1996 г.	1995 г.	1996 г.
Q	0.64	0.64	0.35	0.49	0.74	0.65
ЗДВ (10 см)	0.42	0.31	0.47	0.28	0.08	0.50
ЗДВ (50 см)	0.52	0.51	0.56	0.56	0.16	0.40
Тв	0.34	0.46	0.19	0.36	0.65	0.74
Тп (5 см)	0.31	0.50	0.11	0.42	0.53	0.85
Тп (20 см)	0.11	0.34	−0.06	0.27	0.23	0.73
W	−0.44	−0.23	−0.20	−0.15	−0.29	0.18

Примечание. Q — суммарная солнечная радиация, ЗДВ (10 см) и ЗДВ (50 см) — запас доступной влаги в слое почвы 0—10 и 0—50 см соответственно, Тв — средняя дневная температура воздуха, Тп (5 см) и Тп (20 см) — средняя дневная температура почвы на глубине 5 и 20 см соответственно, W — средняя дневная относительная влажность воздуха.

1996 г., вероятно, обусловлена пониженной освещенностью и температурой летом этого года. Тем не менее сам факт индифферентности свидетельствует о более высокой степени засухоустойчивости данного вида по сравнению с лиственницей и елью.

Результаты проведенных сопоставлений показывают, что в целом (в вегетационном аспекте) величина фотосинтетической продуктивности видов хвойных в той или иной природной ситуации зависит не только от почвенной влажности, а от комплекса взаимосвязанных экологических факторов. Это подтверждают данные корреляционного анализа связи дневной продуктивности фотосинтеза растений с основными факторами внешней среды (табл. 3). Если за критерий «приоритета» факторов принять наибольшие значения коэффициентов корреляции (выше 0.5), то ведущими факторами, определяющими фотосинтетическую деятельность сосны, оказались освещенность и в малой степени запас почвенной влаги; у ели — запас влаги; у лиственницы — свет, температура воздуха и почвы. В итоге эти данные служат весомым доказательством не только индикаторной роли фотосинтеза, но и свидетельством разных экологических свойств растений. Действительно, основные экологические особенности исследованных видов хвойных в этом анализе проявились наиболее полно: светолюбие и засухоустойчивость сосны, теневыносливость и нетребовательность к теплу влаголюбивой ели, светолюбие и высокая пластичность по отношению к гидротермическим факторам лиственницы. Количество ведущих факторов у отдельных видов растений — это своего рода число линий связи их функционирования с окружающей средой. Чем их больше, тем более разнообразны условия обитания вида, тем большее число экологических ниш он может занимать, тем более обширен его ареал. В отношении исследованных хвойных правомерность этих выводов подтверждает их пространственное распространение. Так, еловые насаждения не занимают больших площадей и приурочены к пониженным местам, тогда как массивы сосняков занимают большие площади с разнообразным рельефом, а ареал лиственницы простирается от лесостепей Центральной Азии до лесотундры.

Таким образом, при достаточно большом массиве данных о фотосинтезе растений, полученных в широком диапазоне варьирования факторов среды (от оптимальных до стрессовых значений), экологические особенности вида могут быть установлены на основании анализа изменения любого из показателей фотосинтеза: его интенсивности, максимальных значений, суточной и вегетационной продуктивности. Хорошим дополнением к комплексу показателей являются сведения о световых и температурных оптимумах фотосинтеза (Щербатюк и др., 1991).

Совпадение эколого-физиологической характеристики сосны, лиственницы и ели, составленной на основе их ассимиляционной деятельности, с традиционными лесоводственными описаниями экологических особенностей этих пород подтверждает правомерность тезиса об индикаторной роли фотосинтеза. В свою очередь это подчеркивает перспективность использования фотосинтетической функции в целях диагностики жизненного состояния растений, оценки их устойчивости к неблагоприятному воздействию природных и антропогенных факторов. При этом, по нашему мнению, могут быть найдены возможности количественной оценки этой устойчивости. На поиск путей решения такой задачи направлены в последнее время усилия авторов данного сообщения. Необходимость разработки новых подходов к индикации состояния как отдельных растений, так и растительных сообществ в условиях глобального загрязнения биосферы не вызывает сомнений.

Выводы

1. Характер изменений любого показателя фотосинтеза, полученного в результате массовых измерений на фоне природного градиента факторов среды, объективно отражает экологическую видоспецифичность хвойных растений.

2. В стрессовых ситуациях видоспецифичность проявляется контрастнее и за более короткие сроки.

3. Сравнительный анализ ассимиляционной деятельности хвойных достоверно подтвердил светолюбие и засухоустойчивость сосны, теневыносливость и требовательность к влаге ели, светолюбие и пластичность к факторам тепло- и влагообеспеченности лиственницы.

4. Показатели фотосинтеза могут широко использоваться как для выявления экологического статуса отдельных видов, так и для определения их устойчивости к стрессовым напряженностям природных и антропогенных факторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барахтенова Л. А., Николаевский В. С. Влияние сернистого газа на фотосинтез растений. Новосибирск, 1988. 86 с.

Барахтенова Л. А., Чернядьев И. И., Доман Н. Г. Действие сернистого ангидрида на активность фотосинтетического аппарата ивы // Физиология растений. 1988. Т. 35. № 5. С. 1001—1008.

Голомазова Г. М. Световые и температурные кривые фотосинтеза хвойных древесных пород // Физиология растений. 1981. Т. 28. № 2. С. 263—268.

Кайбияйнен Л. К., Хари П., Софронова Г. И., Болондинский В. К. CO_2-газообмен in vitro — тест состояния растения при длительном воздействии токсичных поллютантов // Физиология растений. 1994. Т. 41. № 5. С. 788—793.

Кайбияйнен Л. К., Болондинский В. К., Сазонова Т. А., Софронова Г. И. Водный режим и фотосинтез сосны в условиях промышленного загрязнения среды // Физиология растений. 1995. Т. 42. № 3. С. 451—456.

Лонг С. П., Холлгрен Дж. Е. Измерение ассимиляции CO_2 растениями в полевых и лабораторных условиях // Фотосинтез и биопродуктивность: методы определения. М., 1989. С. 115—166.

Николаев И. В. Почвы Иркутской области. Иркутск, 1948. 404 с.

Орлов А. Я. Особенности отношения ели европейской и некоторых других видов ели к недостаточной влагообеспеченности // Лесоведение. 1996. № 1. С. 84—93.

Слемнев Н. Н. Об информационных возможностях потенциальной интенсивности фотосинтеза // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л., 1989. С. 14—26.

Слемнев Н. Н. Особенности фотосинтетической деятельности растений Монголии: эволюционные, экологические и фитоценотические аспекты // Физиология растений. 1996. Т. 43. № 2. С. 418—436.

Федоровский Д. В. Определение водных и физических свойств почвы при проведении полевых и вегетационных опытов // Агрохимические методы исследования почв. М., 1975. С. 296—330.

Цельникер Ю. Л. Упрощенный метод определения поверхности хвои сосны и ели // Лесоведение. 1982. № 4. С. 85—88.

Цельникер Ю. Л., Ельчина Л. М. Упрощенный метод определения площади поверхности хвои лиственницы // Лесоведение. 1996. № 3. С. 86—91.

Чойжамц Б., Слемнев Н. Н., Шереметьев С. Н., Цоож Ш. О водном режиме и фотосинтезе растений высокогорного разнотравно-кобрезиевого сообщества Восточного Хангая (Монголия) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 5. С. 76—85.

Щербатюк А. С. Многоканальные установки с CO_2-газоанализаторами для лабораторных и полевых исследований // Инфракрасные газоанализаторы в изучении газообмена растений. М., 1990. С. 38—54.

Щербатюк А. С., Русакова Л. В., Суворова Г. Г., Янькова Л. С. Углекислотный газообмен хвойных Предбайкалья. Новосибирск, 1991. 135 с.

Fichter K., Koch G. W., Mooney H. A. Photosynthesis, storage and allocation // Ecophysiology of photosynthesis. Berlin; Heidelberg, 1994. P. 133—146.

Fuchs M., Schulze E. D., Fuchs M. I. Spacial distribution of photosynthetic capacity and performance in a mountain spruce forest of Northern Germany. 2. Climatic control of carbon dioxide uptake // Oecologia. 1997a. N 29. P. 329—340.

Fuchs M., Schulze E. D., Fuchs M. I. Spacial distribution of photosynthetic capacity and performance in a mountain spruce forest of Northern Germany. 1. The significance of evergreen habit // Oecologia. 1997b. N 30. P. 239—248.

Jurik T. W., Weber J. A., Gates D. M. Effects of temperature and light on photosynthesis of dominant species of a Northern harwood forest // Bot. gaz. 1988. Vol. 149. N 2. P. 203—208.

Pelkonen P., Hari P. The dependence of the springtime recovery of CO_2 uptake in scots pine on temperature and internal factors // Flora. 1980. Vol. 169. P. 398—404.

Troeng E., Linder S. Gas exchange in a 20-year-old stand of scots pine // Physiologia plantarum. 1980. N 2. P. 165—181.

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
Иркутск
E-mail: root@sifibr.irkutsk.su

Получено 6 X 1998

SUMMARY

Daily and seasonal photosynthesis of *Pinus sylvestris* L., *Larix sibirica* Ledeb. and *Picea obovata* Ledeb. was studied depending on weather conditions. It was found that in the forest zone of Pribaikalje the most important factors are soil and the air temperatures and water reserves in the soil. The number of leading factors, the direction and the degree of their connection with photosynthesis change in accordance with the ecological features of conifers studied here. The pattern of changes of any characteristics of photosynthesis during the seasons or in the development of stress weather conditions reflects species — specificity of conifers. Such specificity is pronounced more and becomes evident earlier in stress situations than during the seasons.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 561.47 : 581.844 : 551.761(571.51/.52)

© Н. С. Снигиревская, Д. В. Громыко, Н. К. Могучева

ОСТАТКИ СТВОЛОВ *SEPTOMEDULLOCAULON PUTORANICUM* GEN. ET SP. NOV. (?*PODOCARPACEAE* S. L.) ИЗ ВУЛКАНОГЕННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ НИЖНЕГО ТРИАСА ТУНГУССКОГО БАССЕЙНА (СРЕДНЯЯ СИБИРЬ)

N. S. SNIGIREVSKAYA, D. V. GROMYKO, N. K. MOGUTCHEVA. TRUNK REMAINS OF *SEPTOMEDULLOCAULON PUTORANICUM* GEN. ET SP. NOV. (?*PODOCARPACEAE* S. L.) FROM VOLCANOGENIC DEPOSITS OF TUNGUSKA BASIN (THE MIDDLE SIBERIA, LOWER TRIASSIC)

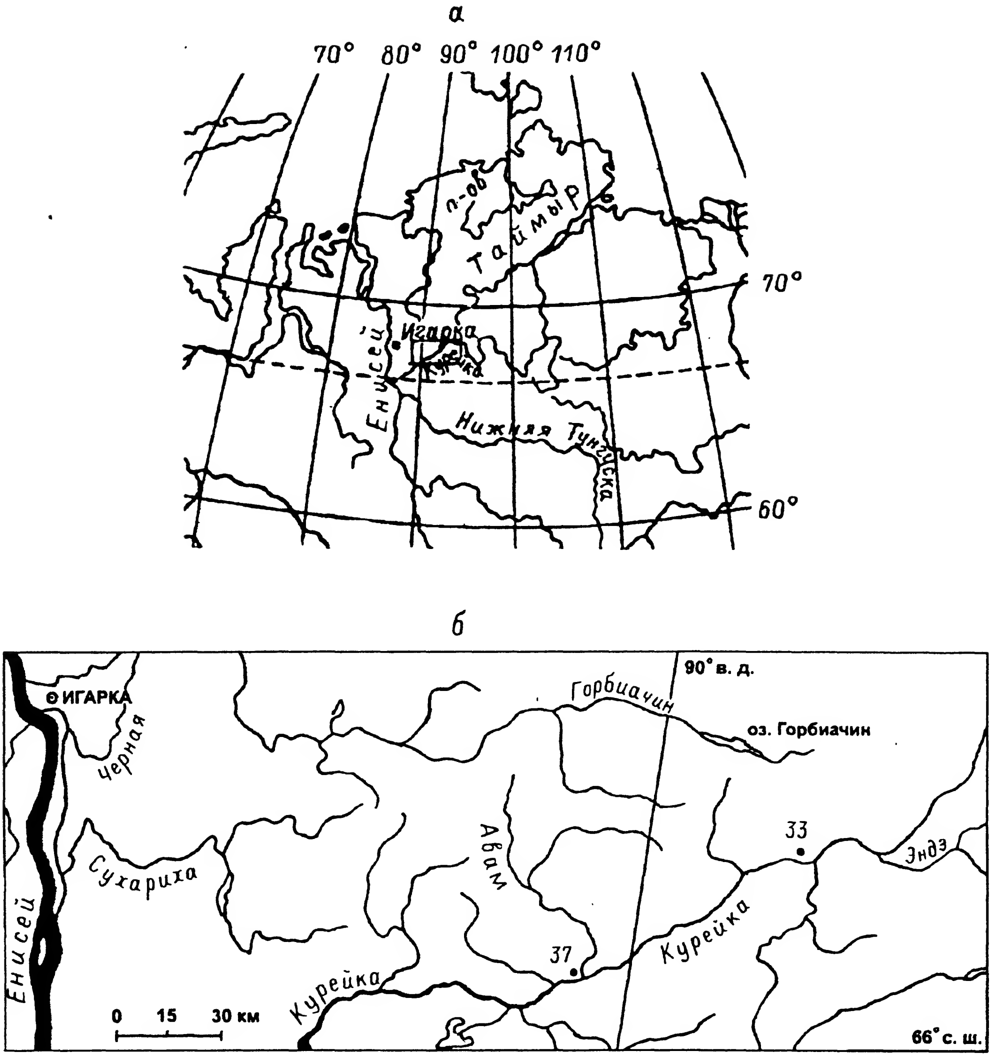
Описаны остатки окаменелых стволов *Septomedullocaulon putoranicum* gen. et sp. nov. с септированной сердцевиной и так называемой «подокарпоидной» поровостью полей перекрестка во вторичной ксилеме. Обсуждаются особенности строения осевых органов раннемезозойских хвойных и некоторые аспекты их классификации.

Ключевые слова: хвойные, древесины, анатомия, Средняя Сибирь, триас.

> *Продолжая палеоксилотомические исследования мезозойских древесин, мы считаем своим приятным долгом посвятить предлагаемую публикацию известному палеоботанику Инессе Алексеевне Шилкиной, работы которой составляют важный этап в изучении структурной эволюции хвойных северных районов России.*

Окаменелые стволы, ветви и обломки древесины являются одними из наиболее распространенных фоссилий в комплексах растительных остатков, на которых основываются данные о флоре раннего триаса. Однако их недостаточная изученность значительно обедняет представления о составе древесных и кустарниковых представителей флоры, в первую очередь хвойных. В настоящее время в исследовании триасовых древесин России сделаны лишь первые шаги. Так, в верхнем триасе Земли Франца-Иосифа И. А. Шилкина (1967) описала *Xenoxylon* cf. *latiporosum* (C. Cramer) Gothan, *Araucariopitys dibneri* Shilk. и *A. gregussii* Shilk. Последние 2 вида затем были переведены в род *Protocedroxylon* с оформлением соответствующих комбинаций: *P. dibneri* (Shilk.) Shilk. et Chudajb., *P. gregussii* (Shilk.) Shilk. et Chudajb. (Шилкина, Худайбердыев, 1971; Шилкина, Яценко-Хмелевский, 1980). Интересна находка ствола хвойного с септированной сердцевиной и так называемой «каллитроидной» поровостью радиальных стенок трахеид вторичной ксилемы в нижнетриасовых отложениях Тунгусского бассейна (Шилкина, 1984). Условно он был отождествлен с корневой системой нового рода *Araucariorhizoxylon*, предположительно родственного араукариевым. В пользу стеблевой природы остатков свидетельствуют, однако, хорошо выраженная дискоидная сердцевина и регулярно расположенные латеральные следы, иннервирующие, по-видимому, укороченные побеги. Вышеупомянутыми публикациями ограничиваются современные данные о находках окаменелых осевых органов триасовых хвойных, весьма широко распространенных, в частности, в вулканогенных и вулканогенно-осадочных породах на севере азиатской части России.

Предлагаемая публикация подготовлена в рамках работы по проекту Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) «Структурные типы ископаемых



Географическое положение бассейна р. Курейки (*а*) и местонахождения древесин (*б*).
33, *37* — номера обнажений.

древесин хвойных в палеофлорах севера азиатской части России» (Снигиревская, Громыко, 1998; Gromyko, Snigirevskaya, 1998). Одной из задач проекта является выделение «модельных таксонов», основанных на описании не отдельных фрагментов вторичной ксилемы, т. е. «древесины» в узком смысле слова, а на остатках осевых органов — стволов, ветвей или корней — с сохранившимся строением первичной ксилемы, сердцевины и вторичной ксилемы. До 1975 г. такие остатки относили к так называемым «орган-родам», которые, по мнению палеоботаников, значительно более близки к естественным родам растений, чем «формальные таксоны». Однако логика филогенетических манипуляций требовала отказа от противопоставления терминов «орган-род» и «формальный род» (Report..., 1979). Присваивая бинарные названия дисперсным спорам и пыльце, палеоботаники относили основанные на них роды к «формальным родам» как альтернативе «орган-родам», забывая, что пыльцевое зерно и спора являются самостоятельными органами растений, осуществляющими их половое или бесполое размножение. Значительно более обоснованным было применение понятий «формального рода» и «орган-рода» к ископаемым «древесинам» в широком смысле. В первом случае имели в виду фрагменты вторичной ксилемы в виде обломков разной величины всегда вне органической связи с первичными структурами, во втором, как уже упоминалось, — осевые органы (Kräusel, 1949; Vogellehner, 1967; Lepekhina, 1972).

Статья посвящена описанию одного из новых представителей мезозойских хвойных — *Septomedullocaulon putoranicum* gen. et sp. nov., анатомическое строение остатков которого позволяет с уверенностью присвоить ему новое название. Поиск отпечатков и мумификаций вегетативных и генеративных побегов, связанных со стволами этого растения, является одной из задач будущего исследования.

Материал и методика

Для изучения в световом микроскопе (СМ) применяли традиционную методику изготовления прозрачных шлифов (= срезов) в трех плоскостях — поперечной, радиальной и тангентальной, — которые изготовлялись в шлифовальной мастерской отдела палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН А. Ф. Петровым. Образцы, предназначенные для исследования в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ), обрабатывали перекисью водорода или слабой щелочью с кипячением на предметном стекле. Как правило, этой обработки было достаточно, чтобы выявить важные для изучения чистые поверхности сколов древесины с хорошо сохранившимися порами на радиальных стенках трахеид и на полях перекреста. Исследование материла в СЭМ проводилось при участии Н. В. Ченцовой и Л. А. Карцевой. Фотографии (СМ и СЭМ) выполнены Г. И. Петровой.

Объектом изучения были окаменелые фрагменты небольшого ствола и собственно вторичной ксилемы, найденные в 2 местонахождениях бассейна р. Курейки (см. рисунок). Сборы проводились Н. К. Могучевой одновременно с коллекционированием отпечатков. В свое время они были переданы И. А. Шилкиной, но не вошли в программу специальных палеоксилотомических исследований. В обеих точках ископаемые древесины собраны в вулканогенных отложениях двурогинской свиты. Из этой же свиты по сборам А. А. Боручинкиной был описан *Araucariorhizoxylon kryshtofovichii* Shilk. (Шилкина, 1984), точное местонахождение которого, однако, неизвестно. Мы принимаем раннетриасовый возраст вулканогенной толщи (Решения..., 1978; Могучева, 1986, 1998; Добрускина, Могучева, 1987; Mogutcheva, 1996; Могучева, Бетехтина, 1998). Г. Н. Садовников (1997) датирует ее отложения поздней пермью.

Результаты

Типовой вид *Septomedullocaulon putoranicum* описан из обнажения с полевым номером 33 (по Могучевой), которое находится в правом борту правого безымянного притока р. Курейки в 28 км ниже устья р. Энде (см. рисунок). В 3.5 км выше устья ручья обнажен разрез верхней подсвиты двурогинской свиты мощностью около 30 м, сложенный зеленовато-серыми туфопесчаниками с редкими и маломощными прослоями алевролитов и аргиллитов. В верхней части обнажения наблюдаются 2 прослоя белого известняка хемогенной природы мощностью 0.5—1.0 м. Разрез завершается базальтами нидымской свиты.

В нижней части обнажения в прослое туфопесчаника мощностью около 30 см найдено захоронение хвойных — многочисленные, нередко образующие скопления отпечатки олиственных веточек, по предварительному определению В. П. Владимирович и Г. П. Радченко (Владимирович и др., 1967), относящиеся к *Elatocladus linearis* Prynada; встречены также окаменелые стволы неизвестных древесных растений и изредка стебли хвощевых. Среди них встречаются вертикально захороненные (в отношении плоскости напластования) стволики, которые, по-видимому, захоронены in situ в результате быстрого поступления большого количества терригенного материала. На наличие в обнажении захороненного почвенного слоя указывает также присутствие в нем остатков крупных корневищ. Несколько выше этого прослоя с хвойными в туфопесчанике найдены отпечатки крупных фрагментов листьев папоротников, в основном *Katasiopteris polymorpha* Mogutch., реже *Astherotheca*, редкие остатки стеблей хвощевых. Последние захоронены не только в плоскости напластования, но в разных плоскостях, секущих пласт. Наблюдаются также окаменелые стебли, сходные с *Osmundacaulis*.

Другое местонахождение (под № 37, см. рисунок) находится в безымянном пересыхающем ручье, впадающем в р. Авам (правый приток р. Курейки) в 4 км от ее устья. В русле ручья в 3.5 км от его устья обнажены туфогенные образования и жаровые лавы хаканчанской свиты, базальты туклонской и надеждинской свит, а выше — породы нижней подсвиты двурогинской свиты. Они представлены зеленовато-, голубовато- и желтовато-серыми туфопесчаниками, реже алевролитами с пачками и прослоями средне- и мелкообломочных туфов, количество которых вверх по разрезу уменьшается. Толща перекрывается интрузивными породами.

В разрезе по этому ручью наблюдаются богатые захоронения растительных остатков (определения Владимирович, Радченко, Могучевой). В нижней части толщи в зеленоватом туфоалевролите найдены хорошей сохранности листья *Madygenia borealis* Radcz. В полуметре выше в желтовато-сером туфопесчанике собраны многочисленные отпечатки *Voltzia avamica* Mogutch., а также небольшие, явно аллохтонного происхождения фрагментарные остатки *Paracalamites* sp., *Cladophlebis* sp., *Madygenia* sp. В 7.5 м выше по разрезу в зеленоватом туфопесчанике встречены редкие отпечатки *Cladophlebis* sp., *Tersiella leptophylla* Mogutch., *Rhipidopsis triassica* Srebrod., *Carpolithes* sp.

В 15 км выше по разрезу (в обнажении под № 37/3) в буровато-желтоватом туфоалевролите наблюдается обилие различных растительных остатков, в частности окаменелые стволики, стробилы, фрагменты стеблей травянистых растений, крупный растительный детрит, а также двустворки, остракоды и конхостраки. Многочисленны отпечатки олиственных побегов хвойных, в том числе *Voltzia angusta* Mogutch., *Elatocladus* sp., стробилы *Darneya*, более редки побеги *Voltzia avamica*, шишки *Willsiostrobus*, очень часто встречаются семена, в том числе хвойных, отпечатки фрагментов листьев папоротников, реже членистостебельных, цикадофитов и семенных папоротников.

Класс *Pinopsida*

?Семейство *Podocarpaceae* s. l.

Род Septomedullocaulon Snig., Gromyko, Mogutch. gen. nov.

Diagnosis: picnoxylic stem, with septate pith and endarch primary xylem; metaxylem consists of scalariform and pitted[1] tracheids; secondary wood growth rings not exact, false rings are observed; radial tracheids pitting of secondary xylem 1—2-seriate, predominated by 1-seriate pattern; 2-seriate pitting alternate, rarely opposite; radial pits round or expanded horizontally; 1—8 (more often 2—4), round, egg-shaped, or irregular in form pits on a cross-field, pits bordered or appear simple under light microscope; wood rays linear, 1-seriate, 1—12 cells on hight; axial parenchyme sparse, diffuse, only in the late wood.

Type species: *S. putoranicum* Snig., Gromyko, Mogutch. sp. nov.; Middle Siberia, Tunguska Basin, Induan—Lower Olenekian, Lower Triassic.

---

[1] Термин «pitted», как английский аналог термина «точечный», применяется для трахеид с округлыми, окаймленными порами (round bordered pits) на радиальных стенках.

Comparison. The new genus described on the trunk remains and secondary xylem demonstrates podocarpoid pits on cross-fields and diffuse sparse axial parenchyme in the late wood in the association with septate pith of the axis and transitional radial pitting of tracheids between araucarioid and abietoid ones. *Septomedullocaulon* gen. nov. is similar by discoid character of the pith to *Araucariorhizoxylon* (Шилкина, 1984), which however has callitroid pitting on the radial walls of tracheids and taxodioid pits on cross-fields. The new genus is similar to *Protelicoxylon* (Philippe, 1995) from Liassic of France in the variability of pith types on cross-fields and the presence of axial parenchyme, but differs from the last by the absence of the helical tertiary thickenings and Sanio's rims in the secondary wood tracheids, and rare opposite pitting.

Диагноз: ствол пикноксилический, с септированной сердцевиной, эндархной первичной ксилемой; метаксилема — из лестничных и точечных трахеид; кольца прироста вторичной ксилемы выражены слабо, имеются ложные кольца; радиальная поровость трахеид вторичной ксилемы 1—2-рядная с преобладанием 1-рядной, при 2-рядной — поры очередные, редко супротивные, округлые или в разной степени вытянуты горизонтально; на поле перекреста 1—8 (чаще 2—4) поры округлой, яйцевидной или неправильной формы, с четким окаймлением или кажущиеся простыми в световом микроскопе; древесинные лучи линейные, однорядные, 1—12-слойные; осевая паренхима скудная, диффузная, только в поздней древесине.

Типовой вид: *S. putoranicum* Snig., Gromyko, Mogutch. sp. nov. Средняя Сибирь, Тунгусский бассейн, двурогинская свита, индский—низы оленекского яруса, нижний триас.

Сравнение. Новый род, описываемый по остаткам стволов и вторичной ксилемы, обнаруживает на полях перекреста поры, именуемые подокарпоидными, а также скудную диффузную, тяжевую (= осевую) паренхиму в поздней древесине. Они наблюдаются в сочетании с септированной сердцевиной осей и радиальной поровостью трахеид переходного типа от араукариоидного к абиетоидному. По дискоидному характеру сердцевины новый род сходен с *Araucariorhizoxylon* (Шилкина, 1984), у которого, однако, наблюдаются каллитроидная поровость на радиальных стенках трахеид и таксодиоидные поры на полях перекреста. По степени варьирования типов пор на полях перекреста и наличию осевой паренхимы новый род сопоставим с *Protelicoxylon* (Philippe, 1995) из лейаса Франции, но отличается от него отсутствием третичных спиральных утолщений и балок Санио в точечных трахеидах вторичной ксилемы, а также редкой встречаемостью супротивной поровости.

Septomedullocaulon putoranicum Snig., Gromyko, Mogutch. sp. nov.

(табл. I—III)

Diagnosis: stem 5—7 cm in diameter; primary xylem consists of endarch sympodial bundles; transition from scalariform and pitted tracheids of metaxylem to secondary xylem ones is observed; secondary xylem 2.0—3.5 cm in thickness; radial pitting of the last 1—2-seriate (usually 1-seriate), if 2-seriate — alternate, rarely opposite; pits contiguous, round, egg-shaped, or much horizontally extended, with wide border and oblique, horizontal, or rarely vertical splits; 1—4 (to 8) pits on a cross-field, usually in marginal cross-fields 2—4 bordered ones appeared simple under light microscope; 1-seriate wood rays, usually 2—5 (to 12) cells in height, without horizontal and tangential pitting; sparse, diffuse axial parenchyme only in the late wood.

Holotype: petrified stem, specimen N 1/776 BIN RAN, in Komarov Botanical Institute, St. Petersburg; Middle Siberia, Tunguska Basin, the River Kurejka, outcrop N 33 (by Mogutcheva, SNIIGGIMS[2]), 60°N, 90°E, upper subsuite of the Dvurogy suite, Induan—Lower Olenekian, Lower Triassic.

Material and localities. Collection N 776: the River Kurejka, outcrops N 33, 37. Dvurogy suite, Induan—Lower Olenekian, Lower Triassic.

---

[2] Siberian Nauchno-Issledovat. Institute of Geology, Geophysics and Mineral resources, Novosibirsk.

Etymology: for new genus *Septomedullocaulon* — from septate pith and stem nature of fossils; for species *putoranicum* — from geographical name — Plateau Putorana, Middle Siberia.

Диагноз: стебель 5—7 см в диам.; первичная ксилема состоит из симподиальных пучков эндархной структуры; наблюдается переход от лестничных и точечных трахеид метаксилемы к точечным трахеидам вторичной ксилемы, последняя шириной 2.0—3.5 см; поровость на радиальных стенках трахеид вторичной ксилемы 1—2-рядная, при 2-рядной — очередная, редко супротивная; поры соприкасающиеся, реже свободные, округлые, яйцевидные или значительно вытянутые горизонтально, с широким окаймлением, с косой, горизонтальной, редко вертикальной щелью; на полях перекреста 1—8 (чаще 2—4) окаймленных пор, часто кажущихся простыми при изучении в световом микроскопе; лучи 1-рядные, обычно из 2—5 (до 12) клеток высотой, тангентальные и горизонтальные стенки лучевых клеток гладкие; осевая паренхима скудная, диффузная только в поздней древесине.

Голотип: окаменелый стебель, обр. № 1/776 БИН РАН, в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова, С.-Петербург; Средняя Сибирь, Тунгусский бассейн, р. Курейка, обнажение № 33 (по Н. К. Могучевой, СНИИГГИМС[3]), 60° с. ш., 90° в. д., верхняя подсвита двурогинской свиты, индский—низы оленекского яруса, нижний триас.

Материал и местонахождения. Коллекция № 776; р. Курейка, обнажения № 33 и 37. Двурогинская свита, индский—низы оленекского яруса, нижний триас.

Происхождение новых названий рода и вида: в названии рода *Septomedullocaulon* отражены стеблевая природа фоссилии и септированный характер сердцевины; в наименовании вида *putoranicum* — географическое название — плато Путорана, Средняя Сибирь.

Описание: новый род основан на наиболее полно сохранившемся фрагменте стволика, из которого изготовлено 7 прозрачных шлифов № 776/1/1—7. Общая длина стволика около 10 см, при меняющейся толщине от 5 до 7 см в зависимости от полноты сохранения наружных слоев древесины. На срезах (табл. I, *1*, *1а*, *1б*), а также на сколах через стволик дискоидный характер септированной сердцевины заметен особенно хорошо благодаря дифференцированной окраске разных участков фоссилии: сердцевинная паренхима окрашена в темный цвет, а полости между тканями — в белый за счет инкрустации их неокрашенным кварцем. Секреторные каналы в сердцевине отсутствуют, но отдельные клетки сердцевинной паренхимы заполнены темным содержимым, по-видимому, связанным с процессом фоссилизации, а также, возможно, с грибной инфекцией (предположение об этом было устно высказано David Medlyn).

Вторичная ксилема, развитая несколько асимметрично, 1.5—2 см шир. На поперечном срезе (препараты № 776/1/1 и 776/1/5) наблюдается 6 колец прироста, из которых по крайней мере 3 являются ложными, не выдержанными по всему периметру ствола (табл. I, 2). Границы колец выражены по-разному, иногда даже в пределах одного слоя прироста. Ширина колец варьирует от 1 до 3 мм. Первичная ксилема представлена эндархными пучками, точное число которых выявить не удалось, однако их не менее 10. Спиральные и кольчатые трахеиды протоксилемы не сохранились, на их месте наблюдаются полости лизигенного происхождения. Метаксилема представлена лестничными и точечными трахеидами (табл. I, *1а*, *1б*), которые сменяются точечными трахеидами вторичной ксилемы. Таким образом, известного для кордаитов постепенного перехода от кольчатых, спиральных и лестничных трахеид к сетчатым и точечным не наблюдается.

Округлые окаймленные поры на трахеидах метаксилемы 1-рядные, реже 2-рядные, очередные, типично араукариоидные, обнаруживающие при сомкнутом расположении 6-угольную форму. На радиальных стенках трахеид вторичной ксилемы поровость также 1—2-рядная, при доминировании 1-рядной во внутренних слоях древесины, по мере нарастания которой 2-рядная поровость становилась более частой. Радиальную поровость вторичной ксилемы трудно считать араукариоидной в строгом смысле слова, хотя она и не может быть названа типично «смешанной», так как супротивные поры встречаются крайне редко (табл. II, 2). Даже при тесном расположении поры остаются округлыми, не приобретая угловатого контура. Размеры пор варьируют в зависимости от их формы. Преобладают округлые поры около 10 мкм в диам. с круглым наружным отверстием 4—5 мкм в диам. (табл. II, *1*, *1а*, 2). Яйцевидные поры достигают 12 мкм в ширину трахеиды и 10 мкм в высоту; сильно вытянутые горизонтально — 16—17 мкм в ширину при высоте 10—12 мкм (табл. II, *1*; III, *1*, *2*). Щели в порах на радиальных стенках трахеид при 2-рядном расположении ориентированы по-разному, иногда даже в пределах небольшого участка (табл. II, *2*, слева), наиболее часто косо, реже горизонтально и очень редко вертикально. Это убедительно свидетельствует против признания диагностического значения признака расположения апертуры, который иногда вводится в диагнозы видов ископаемых древесин.

---

[3] Сибирский научно-исследовательский институт геологии, геофизики и минерального сырья.

Лучи линейные, однорядные (табл. I, *3*), с гладкими, т. е. лишенными пор, тангентальными и горизонтальными стенками (табл. II, *1*, *1а*; III, *3*). Поры на полях перекреста различной формы и величины, по-разному располагаются на поле (табл. II, *1*, *1а*, *3*). Одни ближе к таксодиоидному типу, другие — типично подокарпоидные или дакридиоидные, согласно общепринятой классификации (Philippe, 1995). Нередко встречаются округлые одиночные «циркопоры» (термин Vogellehner, 1967). Как уже упоминалось выше, многие поры, особенно на маргинальных полях перекреста в СМ, выглядят простыми (табл. II, *1*, *1а*), т. е. оопорами (см., например, Philippe, 1995), но при изучении в СЭМ оказались окаймленными, т. е. окулипорами (Philippe, 1995) типично подокарпоидного типа (табл. III, *3*, *4*), со щелями, расположенными под углом около 50° к вертикальной оси поля перекреста. Некоторые поры выглядят простыми и в СЭМ в результате того, что плоскость скола прошла выше или ниже окаймления (табл. III, *3*). Наблюдаются четкие контуры канала поры на более глубоких уровнях скола (табл. III, *3*, стрелки). Если число пор на поле перекреста 5—8, они могут располагаться звездчато, т. е. в виде цветка (или маргаритки, «en marguerite», как его именует J. Marguerier (1977)), с одной порой в центре композиции (табл. II, *3*).

Важной особенностью *S. putoranicum* является наличие латеральных следов, по-видимому, принадлежащих укороченным побегам, так как все следы проходят в осях определенно стеблевой природы и по строению отличаются от боковых корней, хорошо изученных у некоторых триасовых хвойных (Daugherty, 1963). На поперечных срезах (препарат 776/1/5) хорошо видно, что след состоит из 2 пучков, сложенных лестничными и точечными трахеидами первичной ксилемы, окруженной паренхимными клетками.

Обсуждение

По наличию септированной сердцевины *S. putoranicum* сходен с *Araucariorhizoxylon kryshtofovichii*, как отмечалось, описанным Шилкиной в 1984 г., также из нижнетриасовых отложений р. Курейки, но отличающимся хорошо выраженными каллитроидными утолщениями на радиальных стенках трахеид, отсутствующими у *Septomedullocaulon putoranicum*, а также исключительно таксодиоидной поровостью на полях перекреста и отсутствием паренхимы. Несмотря на септированный характер сердцевины, развитие которой до недавнего времени связывали с ископаемыми кордаитовыми, Шилкина условно отнесла *Araucariorhizoxylon kryshtofovichii* к араукариевым. Однако каллитроидная поровость вторичной ксилемы и таксодиоидная поровость полей перекреста не известны у современных араукариевых. Аргументом против включения его в группу кордаитовых (в широком смысле) было достоверное, полное отсутствие остатков представителей этой группы в раннетриасовой корвунчанской флоре Тунгусского и Кузнецкого бассейнов, а также совместное захоронение изученных древесин только с олиственными побегами хвойных, отмеченное также для обнажения № 33.

Как показывают новейшие исследования (неопубликованные данные Д. В. Громыко), септированная сердцевина оказалась характерной для многих юрских и меловых хвойных Восточной Сибири. Недавно она также была обнаружена у раннепермских хвойных Северной Америки (Rothwell et al., 1997). В свое время В. Г. Лепехина (1969; Lepekhina, 1972) описывала ее в стволах *Septomedullopitys sibirica* Lepech. из верхнепермских отложений Кузнецкого бассейна. В сердцевине этого голосеменного растения неясного родства отмечены простые секреторные каналы, а на полях перекреста — 1—4 (чаще 1—2) крупные косоовальные поры подокарпоидного типа. Следуя концепции «параллельной номенклатуры», В. Г. Лепехина предложила дисперсную древесину подобного типа, встреченную вне связи с первичной ксилемой и сердцевиной, относить к формальному роду *Protophyllocladoxylon*. Септированную сердцевину R. Kräusel (1956а, в) описал в стволах *Solenoxylon* из предположительно пермских отложений формации Karru в юго-западной Африке.

Хотя наличие сердцевины, разбитой на септы и диски, вводится в диагнозы «палеонтологических» видов, этот признак, скорее всего, был связан с влиянием экзогенных факторов. Унаследованность от кордаитовых, предположительно непосредственных предков хвойных, способности к ускоренному росту, вызывавшему дискоидный характер сердцевинной ткани, по-видимому, могла иметь принципиальное значение в стратегии переживания теплолюбивыми голосеменными растениями, в том числе хвойными, короткого лета в условиях аномально теплого климата в высоких широтах северного полушария на фоне высокой вулканической активности на рубеже перми и триаса (Савостин и др., 1984).

Среди современных растений септированная сердцевина известна у *Juglans* (*Juglandaceae*), но не отмечается у хвойных, в том числе подокарповых, в основном обитателей горных и прибрежных лесов южного полушария с незначительным проникновением в тропики северного полушария (Тахтаджян, 1956). У ископаемых растений она наиболее часто встречается в стволах кордаитовых карбона. В виде отпечатков или так называемых «ядер», т. е. объемных слепков в породе, септированную сердцевину описывают под названием *Artisia*.

Как уже упоминалось выше, в древесине *Septomedullocaulon putoranicum* наблюдаются помимо не вполне ясных настоящих колец прироста также ложные. Как отмечал А. А. Яценко-Хмелевский (1954 : 68), граница ложных колец прироста «прерывается и не характеризуется наличием полоски более или менее сплюснутых в радиальном направлении элементов, которая характерна преимущественно для поздней границы годичного слоя нормальных колец», причем признак выраженности колец прироста «подвержен некоторым колебаниям у одного и того же вида и даже у одного и того же образца в зависимости, по-видимому, от условий образования поздней древесины». Образование ложных колец в древесинах хвойных в северных районах Азиатской России в триасе могло быть связано с вулканическими выбросами, сопровождавшимися повышением температуры, а также с изменением других параметров внешней среды, в том числе содержания CO_2 в атмосфере, уровня солнечной радиации, напряженности магнитного поля и т. д. Представляется весьма вероятным, что удастся выявить соответствующие корреляции между особенностями ритма образования колец прироста в древесине и флюктуациями в геодинамической активности исследуемой территории. Для этого необходимо провести сравнительное исследование древесин хвойных в течение всего мезозоя на севере Сибири, используя данные G. T. Creber (1972, 1977, 1986) о ритме роста и фотосинтетической продуктивности древесных растений в высоких широтах Земли в перми и мезозое.

Во внутренних кольцах прироста в стволике *S. putoranicum* наблюдается явное преобладание 1-рядной поровости на радиальных стенках трахеид. Однако по мере нарастания древесины 2-рядная поровость становится более частой. Следует отметить, что преобладание 1-рядной поровости широко известно у многих мезозойских хвойных, например у *Protocedroxylon gregussii* из верхнего триаса Земли Франца-Иосифа (Шилкина, 1967), *Podocarpoxylon triassicum* Selmeier et Vogellehner из кейпера Германии (Selmeier, Vogellehner, 1968), *Nothophyton krauselii* Meyer-Berthaud et T. Taylor из верхнего триаса Антарктики (Meyer-Berthaud, Taylor, 1991), *Dadoxylon sclerosum* Walton из триаса Юго-Восточной Азии (Edwards, 1933). Говорить о значении этого признака для выявления филогенетических связей хвойных в процессе изучения дисперсных древесин не представляется возможным, однако преобладание 1-рядной поровости как в ранней, так и в поздней древесине хвойных в раннем мезозое бросается в глаза.

Вариабельность в размерах и характере расположения пор на полях перекреста у *Septomedullocaulon putoranicum* весьма сходна с наблюдаемой у *Protelicoxylon lepenecii* Philippe из лейаса Франции (Philippe, 1995). Однако для последнего характерны обильная древесинная паренхима, наличие третичных спиральных утолщений, широкое распространение супротивной поровости и балок Санио на стенках точечных трахеид вторичной ксилемы, что существенно различает эти роды. На одном поле перекреста в древесине *P. lepenecii* отмечено 2—5 пор от купрессоидных с узкой щелью и очень широким окаймлением до дакридиоидных с тонким, часто почти не выраженным окаймлением. Продолжая совершенствовать терминологию, применяемую ксилологами (Marguerieur, Woltz, 1977; Чавчавадзе, 1979), M. Philippe (1995) применяет понятия «араукариоидные», «купрессоидные», «дакридиоидные», «филлокладоидные», «подокарпоидные» и «таксодиоидные» как для так называемых окулипор (от лат. oculus — глаз, англ. — eye), т. е. округлых окаймленных пор со щелевидной апертурой, так и для типов их расположения на полях перекреста. Для оопор (от греч. oon — яйцо, англ. — egg), т. е. простых пор с тонким утолщением в виде кольца или ареола по краю, и их расположения он выделяет следующие типы: «нормальные», «циркопороидные», «филлокладоидные», а также «ареоли».

Как показано на примере изучения *Septomedullocaulon putoranicum*, нередко поры, кажущиеся в СМ простыми, в действительности (при исследовании при помощи СЭМ) оказываются окаймленными. Это принципиально меняет оценку всех предшествующих описаний, особенно основанных на ископаемых, и делает необходимой ревизию данных о строении пор на полях перекреста как современных, так и вымерших хвойных с применением новейших методов ультрамикроскопических исследований. В свое время Яценко-Хмелевский (1954 : 16, 17) писал о трудностях распознавания в СМ окаймлений у пор со щелевидной апертурой, предложив «все щелевидные поры, окаймление которых незаметно при увеличении в 500 раз, относить к категории простых пор. Это разграничение имеет очень большое значение для целей диагностики, и весьма важно, чтобы в древесиноведческой литературе существовало однообразие в наименовании пор элементов древесины».

По данным световой микроскопии, поровость на полях перекреста *S. putoranicum* наиболее сходна с наблюдаемой у некоторых видов рода *Dacrydium* из сем. *Podocarpaceae* s. l. Так, у *D. laxyfolium* Hook. f., небольшого современного кустарникового растения Новой Зеландии, на поле перекреста наблюдается 1—6 пор (Greguss, 1972) с очень близким характером их взаимного расположения при доминировании 1-рядной поровости на радиальных стенках трахеид. Поры на полях перекреста выглядят в СМ полуокаймленными, достигают 7—8 мкм в диам., тогда как у *Septomedullocaulon putoranicum* поры 9—10 мкм в диам.

Следует отметить, что вариабельность в строении пор и типов поровости у современных хвойных, в первую очередь у подокарповых и сосновых, делает весьма затруднительным определение ископаемых древесин на основании актуалистического подхода. Как писал Яценко-Хмелевский (1954 : 148), оба семейства «характеризуются значительными колебаниями основных признаков у отдельных видов и поэтому родовые диагнозы строения древесины могут быть только очень расплывчатыми».

На тангентальных срезах у *S. putoranicum* (табл. II, *5*) достоверно обнаружена скудная, диффузная осевая (= тяжевая) паренхима в поздней древесине. На поперечных срезах на границе слоев прироста как в ранней, так и в поздней древесине наблюдаются редкие одиночные или по 3—5 в радиальных рядах клетки с темным содержимым (табл. I, *2a*), которые определенно отличаются от окружающих их клеток трахеид и, по-видимому, соответствуют клеткам древесинной паренхимы. Известно, что наличие или отсутствие древесинной паренхимы, за редким исключением (например, *Picea*, *Larix*), не имеет диагностического значения при определении родов хвойных и других голосеменных по остаткам осевых органов (стволов, ветвей или корней), а также по дисперсным обломкам древесины, состоящей только из вторичной ксилемы. Древесинная паренхима имеется в той или иной степени почти у всех родов современных хвойных, за исключением *Sciadopitys*, *Phyllocladus* и *Taxus* (хотя у *Taxus baccata* L. она иногда встречается) (Greguss, 1955; Чавчавадзе, 1979). В мезозойских древесинах у одних видов одного и того же рода она может отсутствовать, у других — может быть развита в разной мере, например у родов *Podocarpoxylon*, *Protopodocarpoxylon*, *Phyllocladoxylon*, *Protophyllocladoxylon*, *Protocupressinoxylon*, *Protojuniperoxylon*, *Yorkoxylon* (Kräusel, 1949; Vogellehner, 1965, 1967). Однако, как хорошо известно, только часть видов вышеупомянутых родов достоверно может быть связана с хвойными.

Латеральные следы в стебле *Septomedullocaulon putoranicum* сходны с таковыми у *Araucariorhizoxylon* (Шилкина, 1984) из одновозрастных отложений в неизвестном местонахождении в бассейне р. Курейки и *Araucariopitys* (Jeffrey, 1907) из меловых отложений Северной Америки. Шилкина (1984), полагая, что описанные ею оси имеют корневую природу, считала их боковыми корнями. E. Jeffrey (1907) связывал их с укороченными побегами, расположенными в пазухах листьев. Поскольку оси *Septomedullocaulon putoranicum* имеют определенно стеблевое происхождение, латеральные следы, расположенные спирально, также, скорее, могут быть связаны с укороченными побегами. К сожалению, они изучены только на ранних стадиях их дифференциации в наиболее глубоких слоях древесины, где они представлены 2 пучками.

Как показали исследования, предпринятые в рамках проекта «Структурные типы ископаемых древесин мезозойских хвойных в палеофлорах севера азиатской части России», достоверная идентификация ксилофоссилий может быть успешной только при условии применения СЭМ для выявления структуры пор на полях перекреста. Показано (Громыко, 1990), что характер пор на полях перекреста, являющийся важнейшим диагностическим признаком, получает различную трактовку по существу в зависимости от применяемой микроскопической техники. Так, у современного *Taxodium mucronatum* Tenore поры первых слоев ранней древесины выглядят в СМ как таксодиоидные или купрессоидные, а как показало их исследование с помощью СЭМ, они имеют очень широкое, округлое отверстие и незначительное окаймление (Громыко, 1990). У ископаемого *Septomedullocaulon putoranicum* поры, идентичные традиционно именуемым простыми и соответственно используемые для филогенетических сопоставлений с подокарповыми, при изучении в СЭМ часто оказываются окаймленными, что принципиально меняет подход к их интерпретации.

Исследование в СЭМ пор и типов поровости на полях перекреста у современных родов сем. *Taxodiaceae* показало (Громыко, 1990), что они изменяются даже на протяжении одного годичного кольца, что было трудно констатировать в деталях под СМ. При этом наблюдается определенно общая, характерная для большинства родов этого семейства тенденция перехода «от крупных глиптостробоидных или таксодиоидных пор с широким, округлым отверстием и незначительным разомкнутым окаймлением в первых слоях ранней древесины к таксодиоидным порам с широким отверстием и широким, разомкнутым окаймлением в средних слоях ранней древесины. В поздней древесине поры на полях перекреста обычно купрессоидные, с узким щелевидным отверстием и широким кольцевым окаймлением» (Громыко, 1990 : 976, 977).

На основании выявленных методических трудностей в определении типа пор на полях перекреста под СМ мы предполагаем ревизовать с применением СЭМ диагнозы родов и видов древесин, хранящихся в лаборатории палеоботаники БИН РАН и описанных задолго до внедрения в палеоксилотомию метода электронной сканирующей микроскопии. Необходимо еще раз напомнить, что применение таких эпитетов, как «подокарпоидный», «глиптостробоидный», «таксодиоидный» и др., введенных в свое время для пор на полях перекреста на основании их сходства с порами современных растений, не всегда означает соответствующее родство с современными семействами хвойных (Kräusel, 1949; Vogellehner, 1965; Marguerieur, 1977; Громыко, 1990; Philippe, 1993, и др.).

Предположение о принадлежности *Septomedullocaulon* gen. nov. к сем. *Podocarpaceae* s. l. нуждается в подкреплении дальнейшими исследованиями не только древесин, но также олиственных ветвей и репродуктивных органов, окаменелые остатки и мумификации которых, возможно, будут найдены среди ископаемых растений, переполняющих отложения двурогинской свиты. Одной из первоочередных задач является накопление данных для составления иконотеки со сравнительными фотографическими изображениями в СМ и СЭМ пор на полях перекреста как в зрелой древесине, так и во вторичной древесине олиственных ветвей, изученных макроскопически и получивших точное родовое и видовое название. Изучение побегов современных представителей сем. *Taxodiaceae* с так называемой «незрелой» древесиной показало (Громыко, 1990), что общий характер изменения типов пор сохраняется и в целом соответствует их изменению в зрелых древесинах. Единственным отличием от зрелой древесины оказалось преобладание купрессоидных пор на полях перекреста в средних слоях ранней древесины, т. е. основной части трахеид годичного кольца. Именно по этому слою рекомендуется производить сравнение черт организации зрелой ископаемой древесины хвойных и древесины в олиственных побегах.

Описанный в настоящей статье род *Septomedullocaulon* наряду с *Araucariorhizoxylon* (Шилкина, 1984) может рассматриваться как своего рода один из модельных таксонов в триасе Сибири, представленных всем комплексом признаков осевого органа стеблевого происхождения, необходимых для диагностики, в противоположность дисперсным древесинам. На основании трудностей в практическом определении тех и других в пермских отложениях Кузнецкого бассейна В. Г. Лепехина и А. А. Яценко-Хмелевский (Lepekhina, Yatsenko-Khmelevsky, 1966; Lepekhina, 1972) предложили концепцию параллельной номенклатуры при описании их родовой принадлежности: одна для таксонов, основанных на признаках строения того или иного осевого органа древесного растения (ствола, ветви или корня), другая — для дисперсных фрагментов вторичной ксилемы (древесины в узком смысле слова). Ранее первые относили к «орган-родам», а вторые — к формальным родам (Kräusel, 1949). Как уже отмечалось, от «орган-рода» отказались (Report..., 1979) из-за внутреннего противоречия, заложенного изначально в противопоставлении этих 2 терминов. Концепция параллельной номенклатуры для древесин (в широком смысле) была принята рядом исследователей (Vogellehner, 1967; Prasad, 1982; Chapman, Smellie, 1992). Другие отнеслись к ней скептически. Так, по мнению группы исследователей (Del Fueyo et al., 1995 : 119) «clearly, these artificial system do nothing to improve our understanding of plant groups through time». Однако следует напомнить, что, следуя этой концепции и создавая оригинальную систему классификации ископаемых древесин, Лепехина (1969) не ставила задачу выявления их филогенетического родства. Она пыталась найти логический выход из тех трудностей классификации, которые связаны с отсутствием стабильности в их структуре — широкой вариабельности признаков анатомического строения древесины, свойственного хвойным в целом, как группе (Яценко-Хмелевский, 1954). Это позволило Лепехиной осуществить инвентаризацию тех обширных материалов, которыми она располагала.

По нашему мнению, для того чтобы упорядочить номенклатуру и классификацию ископаемых древесин, около 200 родов которых описано к настоящему времени, необходимо прибегнуть к процедуре консервации и упразднения многих десятков родовых названий, типы которых в разные годы переносили из одного рода в другой, причем нередко без соблюдения правил Международного кодекса ботанической номенклатуры.

Исследования поддержаны Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 97-04-48921).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Владимирович В. П., Лебедев Е. Л., Попов Ю. А. и др. Стратиграфия триасовых отложений Средней Сибири // Стратиграфия мезозоя и кайнозоя Средней Сибири. Новосибирск, 1967. С. 7—30.

Громыко Д. В. Сравнительно-анатомическое исследование пор на полях перекреста в древесине представителей сем. *Taxodiaceae* с помощью сканирующего электронного микроскопа // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 7. С. 973—977.

Добрускина И. А., Могучева Н. К. О возрасте вулканогенных отложений Тунгусской синеклизы // Геология и геофизика. 1987. Т. 28. № 1. С. 29—36.

Лепехина В. Г. Палеоксилологическая характеристика верхнепалеозойских угленосных отложений Кузнецкого бассейна // Биостратиграфический сборник. Л., 1969. Вып. 4. С. 126—153.

Могучева Н. К. Корреляция нижнетриасовых отложений Средней Сибири по флористическим данным // Региональные и местные стратиграфические подразделения крупномасштабного геологического картирования. Новосибирск, 1986. С. 89—97.

Могучева Н. К. О «таймырском ярусе» континентальной перми Сибири // Стратиграф., геол. коррел. 1998. Т. 6. № 4. С. 106—112.

Могучева Н. К., Бетехтина О. А. Актуальные вопросы стратиграфии континентального триаса Сибири // Геология и геофизика. 1998. Т. 39. № 3. С. 287—296.

Решения 3-го Межведомственного регионального стратиграфического совещания по мезозою и кайнозою Средней Сибири. Новосибирск, 1978. 90 с.

Савостин Л. А., Натапов Л. М., Ставский А. П. Мезозойская палеогеодинамика и палеогеография Арктического региона // Тр. XXVII Междунар. геол. конгр. М., 1984. Т. 3. С. 172—187.

Садовников Г. Н. Переход от палеофита к мезофиту в Северной и Центральной Азии: Автореф. ... д-ра геол.-мин. наук. М., 1997. 25 с.

Снигиревская Н. С., Громыко Д. В. Современное состояние и значение палеоксилотомических исследований мезозойских хвойных севера России // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков: Тез. докл. СПб., 1998. Т. 2. С. 235.

Тахтаджян А. Л. Высшие растения. Т. 1. От псилофитовых до хвойных. М.; Л., 1956. 488 с.

Чавчавадзе Е. С. Древесина хвойных. Л., 1979. 192 с.

Шилкина И. А. Ископаемые древесины Земли Франца-Иосифа // Тр. БИН АН СССР. 1967. Сер. 8. Палеоботаника. Вып. 6. С. 31—50.

Шилкина И. А. Новый раннетриасовый род сем. *Araucariaceae* (?) из Восточной Сибири // Ежегодник палеонтол. о-ва. 1984. Т. 27. С. 103—105.

Шилкина И. А., Худайбердыев Р. X. Новые находки и обзор родов *Protocedroxylon* и *Xenoxylon* // Палеоботаника Узбекистана. Ташкент, 1971. Т. 2. С. 117—133.

Шилкина И. А., Яценко-Хмелевский А. А. Некоторые аспекты эволюции древесины хвойных в мезозое // Систематика и эволюция. Л., 1980. С. 110—116.

Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.; Л., 1954. 337 с.

Chapman J. L., Smellie J. L. Cretaceous fossil wood and palynomorphs from Williams Point, Livingston Island, Antarctic Peninsula // Rev. Palaeobot. Palynol. 1992. Vol. 84. P. 163—192.

Creber G. T. Gymnospermous wood from Kimmeridgian of East Sutherland and from the Sandringham Sands of Norfolk // Palaeontology. 1972. Vol. 15. P. 655—661.

Creber G. T. Tree rings: a natural data-storage system // Biol. Rev. 1977. Vol. 52. P. 349—383.

Creber G. T. Tree growth at very high latitude in the Permian and the Mesozoic // Natur. Monspel., Colloque Internat., Arbre. 1986. P. 487—493.

Daugherty L. H. Triassic roots from the Petrified Forest National Park // Amer. J. Bot. 1963. Vol. 50. N 7. P. 802—805.

Edwards W. N. Triassic wood from the Malay States // J. Malay Branch Roy. Asiatic Soc. 1933. Vol. 11. Pt 2. P. 236—241.

Del Fueuo G. M., Taylor T., Cuneo N. R. Triassic wood from the Gordon Valley, Central Transantarctic Mountains, Antarctica // IAWA J. 1995. Vol. 16. N 2. P. 111—126.

Greguss P. Identification of living gymnosperms in the basis of xylotomy. Budapest, 1955. 263 p.

Greguss P. Xylotomy of the living conifers. Budapest, 1972. 329 p.

Gromyko D. V., Snigirevskaya N. S. Some new approaches in studying of Mesozoic coniferous woods from North Asiatic part of Russia // V Europ. Palaeobot. Palynol. Conf.: Abstr. Krakov, 1998. P. 71.

Jeffrey E. C. Araucariopitys, a new genus of Araucarians // Bot. Gaz. 1907. Vol. 44. P. 435—444.

Kräusel R. Die fossilen Koniferen-Hölzer // Palaeontographica. 1949. Bd 89B. P. 83—203.

Kräusel R. Der «Versteinerte Wald» im Kaokoveld, Südwest-Afrika // Sensk. Leth. 1956a. Bd 37. S. 411—444.

Kräusel R. Hölzer aus dem südlichen Gebiet der Karru-Schichten, Südwest-Afrika // Senck. Leth. 1956b. Bd 37. P. 447—453.

Lepekhina V. G. Woods of Palaeozoic pycnoxylic gymnosperms with special reference to North Eurasia representatives // Palaeontographica. 1972. Bd 138 B. Lfg. 1-4. P. 44—106.

Lepekhina V. G., Yatsenko-Khmelevsky A. A. Classification and nomenclature of woods of Palaeozoic pycnoxylic plants // Taxon. 1966. Vol. 15. P. 66—70, 191—192.

Marguerieur J. Sur la punctuation simple dans les champs de croisment de quelques structures paléozoiques et mésozoiques // C. R. 102 Congr. Nat. Soc. Sav. 1977. T. 1. P. 79—97.

Marguerieur J., Woltz P. Anatomic comparée et systématique des *Podocarpus malgaches*. I // Adansonia. 1977. Ser. 2. Vol. 17. P. 155—192.

Meyer-Berthaud B., Taylor T. N. A probable conifer with podocarpacean affinities from the Triassic of Antarctica // Rev. Palaeobot. Palynol. 1991. Vol. 67. P. 179—198.

Mogutcheva N. K. Evolutionary stages of Triassic flora in Siberia (Angarida) // Palaeobotanist. 1996. Vol. 45. P. 329—333.

Philippe M. Nomenclature générique des tracheidoxyles fossiles mésozoiques a champs araucarioides // Taxon. 1993. Vol. 42. P. 74—80.

Philippe M. Bois fossiles du Jurassiques de Franche-Comté (NE-France) // Palaeontogr. 1995. Bd 236. B. Lfg. 1-3. P. 45—103.

Prasad M. N. An annotated synopsis of Indian Palaeozoic gymnospermous woods // Rev. Palaeobot. Palynol. 1982. Vol. 38. P. 119—156.

Report of the Committee for fossil plants // Proc. XII Intern. Bot. Congr. (Leningrad, 1975). Leningrad, 1979. P. 179, 180.

Rothwell G. W., Mapes G., Mapes R. H. Late Palaeozoic conifers of North America: structure, diversity and occurences // Rev. Palaeobot. Palynol. 1997. Vol. 95. P. 95—113.

Selmeier A., Vogellehner D. Podocarpoxylon triassicum n. sp. ein phylogenetisch bedeutsames «modernes» Sekundarholz aus dem Keuper von Franken // N. Jb. Geol. Paläont. 1968. Abh. 132. P. 80—86.

Vogellehner D. Untersuchungen zur Anatomie und Systematik der verkieselten Hölzer aus dem frankischen und südthüringischen Keuper // Erlanger Geol. 1965. Abh. 59. P. 1—76.

Vogellehner D. Zur Anatomie und Phylogenie mesozoischer Gymnospermenhölzer. Beitr. 5. Prodromus zu einer Monographie der *Protopinaceae*. II // Palaeontogr. 1967. Bd 121B. Lfg. 1-3. P. 30—51.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Сибирский научно-исследовательский институт геологии,
геофизики и минерального сырья
Новосибирск

Получено 12 IV 1999

SUMMARY

The new representative of the Early Triassic conifers — *Septomedullocaulon putoranicum* gen. et sp. nov. is presented in volkanogenic rocks of Tunguska Basin in the Middle Siberia. Predomination of podocarpoid pits on cross-fields, presence of axial parenchyme and transitional type of radial tracheid pitting from typical araucarioid to abietoid one is used for the hypothesis of the relation of the plant with ancient podocarps. The importance of the scanning electron microscopy for recognition of cross-field pitting in extant and extinct coniferous woods is discussed.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47 + 57):582

ПАМЯТИ ВАДИМА НИКОЛАЕВИЧА ТИХОМИРОВА (27 I 1932—11 VII 1998)

N. N. TZVELEV, T. V. EGOROVA, V. M. VINOGRADOVA. IN MEMORIAM: VADIM NIKOLAEVICH TIKHOMIROV (27 I 1932—11 VII 1998)

11 июля 1998 г. ушел из жизни выдающийся российский ученый — ботаник, профессор кафедры высших растений Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (МГУ), почетный профессор МГУ, член-корреспондент РАН, вице-президент Русского ботанического общества Вадим Николаевич Тихомиров.

В Санкт-Петербурге незадолго до кончины Вадима Николаевича проходил II (X) делегатский съезд Русского ботанического общества, в работе которого, как всегда, ожидалось активное участие В. Н. В программу съезда был включен его доклад на актуальную теоретическую тему: «Филогения и рационализм в системе цветковых растений». Но из-за резкого ухудшения здоровья В. Н. не смог приехать в Санкт-Петербург и на съезде было зачитано его последнее обращение к ботаникам России.

Кончина Вадима Николаевича Тихомирова — невосполнимая утрата для российской ботанической науки, которой он отдал всю свою жизнь, буквально потрясла всех. Хотя о тяжелой болезни В. Н. было известно уже несколько лет, никак не верилось, что такой полный необычайной энергии и творческих замыслов жизнерадостный человек мог умереть. До конца своей жизни он держался очень мужественно, продолжая даже в последние годы проводить столь любимую им практику со студентами, а весной 1998 г. нашел в себе силы прочитать студентам МГУ полный курс лекций. А лектор он был замечательный, и память о его лекциях еще долго будет передаваться новым поколениям студентов.

О необыкновенном лекторском таланте В. Н. можно было судить уже по его многочисленным выступлениям на различных съездах, совещаниях и конференциях: его речь отличалась глубиной, краткостью и яркостью, всегда звучала очень убедительно. В качестве примера можно упомянуть его блестящий доклад о систематике и филогении зонтичных (*Apiaceae*) на XII Международном ботаническом конгрессе в Ленинграде в 1975 г. и его доклады на Московских совещаниях по филогении растений.

Хотя научные интересы В. Н. отличались исключительной разносторонностью, основными направлениями его научной работы со студенческих лет были эволюционная морфология и систематика зонтичных, в которые он внес много нового. Очень интересовала его и проблема апомиктических таксонов на примере сложнейшего в систематическом отношении рода манжетка (*Alchemilla*). Тщательно выполненная им в последний год жизни обработка этого рода для 10-го тома «Флоры Восточной Европы» (находится в печати) явилась итогом многолетних исследований этого рода и еще долго будет служить основным руководством для его познания.

Большое место в научной деятельности В. Н. занимала и работа над коллективными «Флорами» и «Определителями», которые всегда отличались оригинальностью содержания. И конечно, с особенно большим интересом он относился к вопросам эволюции и филогении высших растений. Он развивал и защищал гипотезу параллельного, хотя и монофилетического (от первичных покрытосемянных) происхождения основных групп покрытосемянных растений, хотя всегда с большим интересом выслушивал и другие, часто противоположные его взглядам точки зрения.

В. Н. был главным организатором и вдохновителем регулярно проводившихся Московских совещаний по филогении растений, которые всегда собирали множество ботаников, в том числе талантливой молодежи со всех концов бывшего Советского Союза. Эти совещания всегда отличала особая творческая атмосфера: каждый его участник мог свободно высказывать свое мнение по эволюционным вопросам независимо от мнения авторитетов, в том числе и самого В. Н. Конечно, В. Н. приходилось иногда в довольно резкой форме высказывать свое несогласие с теми или иными положениями докладчиков, но подобное несогласие с какими-либо взглядами мог выразить и любой другой участник совещания, и оно никогда не содержало каких-либо «запретов» на проведение дальнейших исследований или развитие отдельных теоретических положений. Проходившие на этих совещаниях дискуссии, несомненно, способствовали развитию у молодежи, и не только у молодежи, все возрастающего интереса к теоретическим проблемам ботаники. Совещания заканчивались веселым чаепитием, душой которого был В. Н., что особенно способствовало сплочению участников совещания независимо от их взглядов.

Деятельность В. Н. как выдающегося организатора науки невозможно переоценить. Он всегда имел множество обязанностей и всегда отлично с ними справлялся, несмотря на чрезвычайную занятость преподавательской и научной работой. Заведование кафедрой высших растений в МГУ, большая работа по линии Академии наук и Ботанического общества, министерств высшего образования и экологии, редакторская работа во многих журналах (с 1983 г. он был главным редактором «Бюллетеня МОИП» (Отд. биол.), был членом редколлегий ряда отечественных и зарубежных журналов, в том числе «Ботанического журнала»), участие во всевозможных совещаниях, советах, экспертных группах, рецензирование многочисленных работ отнимали у него массу времени, но он всегда находил время и для частных разговоров со студентами и приезжавшими из других городов для консультаций научными сотрудниками.

Любовь к живой природе (широко образованным натуралистом он стал уже в юные годы), особенно к природе Подмосковья, очень рано привела В. Н. к борьбе за ее сохранение. Еще до осознания всеми биологами значения сохранения биологического разнообразия на нашей планете он предпринимал в Московском университете целый ряд мероприятий в этом направлении и сам активно участвовал в самых различных формах охраны природы — от работы над соответствующими законопроектами до задержания браконьеров студенческими дружинами. Он активно боролся как за создание охраняемых территорий, так и за возможность издания флор этих территорий.

Исключительно велика роль В. Н. в воспитании молодых кадров ботаников. Он лично руководил многочисленными работами студентов-дипломников, под его руководством защитили диссертации не менее 30 кандидатов наук и 3 доктора наук. Незабываемой школой для студентов и аспирантов были проводившиеся им ежегодно поездки по Средней России, совмещавшие студенческую практику с научной работой по пополнению данных о флоре этого района. В таких поездках часто принимали участие и многие местные ботаники, что способствовало объединению всех ботаников

Средней России, которое особенно сказывалось в проведении в различных городах этого района совещаний по флоре Средней России, вдохновителем и организатором которых также был В. Н.

Многочисленным участникам экспедиционных поездок с В. Н. по Средней России есть что вспомнить. В маршрутных поездках В. Н. сам собирал большой гербарный материал самого высокого качества и того же требовал от своих спутников. Личным примером он учил молодежь, как надо работать. Плохо собранный или плохо высушенный ими материал В. Н. безжалостно выбрасывал и требовал повторных сборов. Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН получил обильное и очень ценное пополнение за счет дублетных образцов, собранных во время таких экспедиций. Работа во время поездок продолжалась целые дни с утра до вечера, часто без выходных дней. Но, как рассказывала соавтор настоящей статьи В. М. Виноградова, участница поездок с В. Н., бывали и праздничные дни. Так, в начале июля «в ночь на Ивана Купалу» участниками экспедиции отмечался праздник «цветения папоротника». Разыгрывалось настоящее театральное представление, когда среди ночи они отправлялись в лес и под крики «ведьм» и «леших» искали «цветущий» папоротник. Увидев мелькающий огонек, все направлялись к нему, выкапывали «цветущий» папоротник, а под ним находили «клад» из различных вкусных вещей, которые сразу же шли на общий стол. В. Н. был веселым, остроумным и обаятельным человеком, и его шутливые речи и импровизации часто звучали на товарищеских встречах в конце совещаний и «школ», способствуя сплочению их участников.

Особо отметим постоянную связь В. Н. с БИН РАН. В. Н. был в тесном научном контакте со многими учеными института: А. Л. Тахтаджяном, Л. Ю. Буданцевым, В. И. Грубовым, Р. В. Камелиным, Б. А. Юрцевым, авторами настоящей статьи, молодыми сотрудниками Гербария и с ныне покойными В. П. Бочанцевым, М. Ф. Даниловой, М. Э. Кирпичниковым, И. А. Линчевским, С. Ю. Липшицем, С. Г. Тамамшян, С. К. Черепановым. Как член-корреспондент АН СССР (теперь РАН), В. Н. поддерживал БИН по разным позициям в Отделении общей биологии РАН. В частности, в течение 1997 и 1998 гг. благодаря содействию В. Н. РАН финансировала, хотя и в скромных размерах, выполнение работ по флоре России в рамках федеральной подпрограммы «Биологическое разнообразие».

В. Н. участвовал в ряде изданий БИН: 9-е издание книги П. Ф. Маевского «Флора средней полосы европейской части СССР», «Арктическая флора СССР», «Флора Восточной Европы», «Новости систематики высших растений» и др. Он часто приезжал в Гербарий БИН, и общение с ним доставляло большое удовольствие, давало импульс бодрости и оптимизма, обогащало новыми научными идеями и разнообразными московскими новостями. Редкие совещания и конференции, организуемые в БИН, проходили без докладов или выступлений В. Н. Вадим Николаевич принимал активное участие в конференции «Флора России и проблемы ее изучения», организованной 19—22 ноября 1996 г. Русским ботаническим обществом. На этой конференции обсуждалась актуальная идея создания первой фундаментальной многотомной флористической сводки «Флора России», осуществление которой подвело бы итог интенсивному исследованию флоры России после завершения «Флоры СССР» и объединило бы усилия многочисленных ботаников Российской Федерации в этом полезном и нужном деле.

В статье «К обсуждению проекта „Флоры России"» (Тихомиров, Новиков, 1997) подчеркивается, что написание «Флоры России» является одной из важнейших задач отечественной биологии. В. Н. Тихомиров и В. С. Новиков призывают Ботанический институт им. В. Л. Комарова, который Бюро Отделения общей биологии утвердило основным центром организации работ по «Флоре России», интенсифицировать создание и обнародование в печати рабочего проекта (макета) планируемой сводки «Флора России», чтобы российские систематики смогли бы вплотную приступить к реализации этой монументальной программы XXI века. Написание «Флоры России» является ботаническим завещанием Вадима Николаевича Тихомирова поколению ботаников, которым судьба определила жить и творить в следующем тысячелетии.

Горестно сознавать, что после конференции по «Флоре России» Вадиму Николаевичу уже больше не суждено было побывать в БИН, в Гербарии, а он так мечтал снова встретиться с коллегами, друзьями, поговорить о насущных задачах нашей науки, попить чаю и просто отвести душу в дружеской беседе.

Личность Вадима Николаевича, сильная и богатая, — неиссякаемая тема для многих публикаций. С удовлетворением отметим, что очень много хороших и теплых слов было сказано о В. Н. при его жизни: см. раздел «Основные работы о В. Н. Тихомирове» в мемориальной статье Г. П. Гапочки, В. С. Новикова, А. К. Скворцова, Д. Д. Соколова и А. Н. Тюрюканова (1999). В этих работах, в особенности в работе И. А. Губанова и Р. И. Кузьменко (1994), и в названной статье содержатся детальные сведения о биографических данных Вадима Николаевича, полный перечень его научных трудов и глубокая оценка его многогранной, плодотворной деятельности.

Яркий образ Вадима Николаевича Тихомирова надолго сохранится в памяти его друзей и коллег.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гапочка Г. П., Новиков В. С., Скворцов А. К. и др. Памяти Вадима Николаевича Тихомирова (27 января 1932 г.—11 июля 1998 г.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1999. Т. 104. Вып. 2. С. 3—12.

Губанов И. А., Кузьменко Р. И. Тихомиров Вадим Николаевич. М., 1994. 112 с. (Материалы к библиографии ученых. Сер. биол. наук. Ботаника. Вып. 13).

Тихомиров В. Н., Новиков В. С. К обсуждению проекта «Флоры России» // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 1. С. 1—5.

© *Н. Н. Цвелев, Т. В. Егорова, В. М. Виноградова*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 12 VII 1999

УДК 92 (47 + 57):582

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 11

ПАМЯТИ НОРЫ НОЕВНЫ ЗАБИНКОВОЙ (28 V 1927—16 VI 1999)

A. K. SYTIN, A. E. BORODINA-GRABOVSKAYA, T. V. EGOROVA. IN MEMORIAM: NORA NOEVNA ZABINKOVA (28 V 1927—16 VI 1999)

Известный отечественный латинист Нора Ноевна Забинкова на протяжении полувека была верным другом Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН. Ее роль в составлении и редактировании латинских текстов первоописаний таксонов криптогамных и высших растений была очень велика. Являясь педагогом по призванию, она обучала основам латинского языка многие поколения ботаников и медиков. Однако самым значительным ее вкладом в науку стали «Латинско-русский...» и «Русско-латинский...» словари для ботаников, написанные в соавторстве с М. Э. Кирпичниковым, и, конечно, выполненный ею перевод «Философии ботаники» Карла Линнея.

Н. Н. Забинкова родилась 28 мая 1927 г. в семье выдающегося архитектора Н. А. Троцкого, автора проектов нескольких значительных городских ансамблей и административных зданий, возведенных в 1930-е гг. в Ленинграде. В их числе Кировский райсовет и «Дом Советов» на Московской площади. Ее мать, художница Е. М. Петрова-Троцкая, умерла в 1932 г. После смерти отца в ноябре 1940 г. тринадцатилетняя девочка осталась сиротой. О ней преданно заботилась бездетная

Н. Н. Забинкова. 15 мая 1999 г.

тетка со стороны отца. Они вместе уехали в эвакуацию за Урал в 1941 г. и четыре года прожили в пос. Емуртла Тюменской обл. (в то время — Курганской обл.).

Состав преподавателей в интернате, где учились дети ленинградских архитекторов, был неровным, но были и очень яркие педагоги, например историк А. В. Лир и его жена, преподававшая словесность. Таким образом, несмотря на трудности военного времени, девочка получила хорошие знания. Математика и языки (особенно французский) интересовали ее больше других предметов. Закончив в 1944 г. школу с золотой медалью, Н. Н. подала заявление на филологический факультет Ленинградского государственного университета (ЛГУ). Однако на отделение романских языков, о котором она мечтала, поступить не удалось. В первую очередь на него принимали демобилизованных участников войны и лиц, трудившихся на восстановлении разрушенных зданий университета. Н. Н. выбрала отделение классической филологии, где учиться было очень нелегко, но преодолевать трудности было потребностью ее натуры.

Во время обучения она постепенно поняла, что классическая филология и античный мир не интересуют ее настолько, чтобы всецело посвятить их изучению свою жизнь. Возник план продолжить университетское образование на биологическом факультете, но идеологический диктат Лысенко после августовской сессии ВАСХНИЛ сделал его неосуществимым. Случай сблизил ее с ботаникой.

Зачисленная в штат Военно-морской медицинской академии в качестве преподавателя Н. Н. была приглашена давать уроки латинского языка сотрудникам БИН. Эта инициатива принадлежала Г. И. Родионенко, дальнему знакомому ее семьи, тогда аспиранту Ботанического сада.

Имея небольшой педагогический опыт и являясь к тому же человеком чрезвычайно ответственным, Нора Ноевна обратилась за инструкциями к ученому секретарю института М. Э. Кирпичникову и получила от него некоторые разъяснения. Тогда поколение людей, изучавших латынь в дореволюционных гимназиях, уже уходило. Наиболее авторитетными латинистами среди ботаников БИН считались Б. К. Шишкин и С. В. Юзепчук. Потребность же в знании латыни была очень велика, однако специальных учебных пособий тогда не существовало, а два имевшихся словаря были недостаточно полными и к тому времени уже значительно устарели. Авторы первоописаний видов засыпали Н. Н. вопросами, на которые она не всегда могла дать ответы. Ее первым опытом обращения к ботанической латыни стало чтение диагнозов видов растений, опубликованных в разделах «Addenda», завершающих тома создававшейся тогда «Флоры СССР».

В первом выпуске среди ее учеников были Г. И. Родионенко, И. А. Линчевский, М. Э. Кирпичников, во втором — В. И. Грубов. Одним из лучших своих учеников (а ее школу прошло большинство сотрудников Гербария и Отдела низших растений) Н. Н. считала Н. Н. Цвелева, а за точность конспектов ценила Г. Ю. Конечную. Так началось вызванное потребностью времени многолетнее сотрудничество Н. Н. с БИН. Вскоре возникла необходимость в создании фундаментального латинско-русского ботанического лексикона. Проект был разработан совместно с М. Э. Кирпичниковым и осуществлен в качестве второго выпуска (1957) серии «Справочное пособие по систематике высших растений». Содружество ботаника и филолога оказалось плодотворным. Издание «Латинско-русского словаря для ботаников» стало одним из значительных событий в жизни Н. Н., а опыт его составления получил отражение в ее кандидатской диссертации на тему «Некоторые вопросы современной ботанической терминологии и принципы составления латинско-русского ботанического словаря», защищенной в Институте языкознания АН СССР в 1958 г.

Следующий совместный труд Норы Ноевны и М. Э. Кирпичникова — фундаментальный «Русско-латинский словарь для ботаников» (1977) — потребовал 20 лет самоотверженных усилий. Соавторы не раз вспоминали изречение французского филолога и гуманиста Ж.-Ж. Скалигера (J.-J. Scaliger, 1540—1609): «Lexicographo secundus post Herculem labor» (Труд лексикографа — второй после подвигов Геракла). Это пособие незаменимо при переводе на латинский язык описаний новых таксонов и прочтении обширного научного наследия, написанного на латинском языке. Исключительная ценность его состоит в том, что помимо латинских эквивалентов огромного числа русских морфологических и таксономических терминов, равно как и наиболее употребительных в латинских работах слов, в нем имеются целые фразеологические обороты, взятые из классических текстов, что существенно облегчает пользование словарем для специалистов, имеющих элементарные знания латинского языка. Оба «Словаря» заслужили единодушное признание ботаников. Они навсегда останутся настольными книгами в практической деятельности систематиков растений. Они несомненно полезны и для таксономистов-зоологов. Эти словари высоко ценят лингвисты. «Русско-латинский словарь...» помогает иностранцам разобраться в сложностях иноязычной морфологической терминологии. Об этом свидетельствовал, например, Джон Эдмондсон, хранитель гербария в Ливерпуле (Великобритания): зная латинскую лексику, он заучивал русские эквиваленты названий и терминов.

Н. Н. проделала кропотливую работу по уточнению ударений в латинских названиях растений для последнего (9-го) издания книги П. Ф. Маевского «Флора средней полосы европейской части СССР» (1964) и монографии Н. Н. Цвелева «Злаки СССР» (1976).

Особая тема — переводы Н. Н. текстов латинских ботанических сочинений старых авторов, из которых любимейшим был Карл Линней. Благодаря ее энтузиазму и высокому профессионализму мы получили современный перевод «Философии ботаники» Карла Линнея (1989) на русский язык. До последних дней жизни Н. Н. беспокоилась о подготовке русского издания линнеевского сочинения «Lachesis naturalis...», завершившего ее «Линнеану». Эта работа, предпринятая по ее инициативе и поддержанная грантом Шведской академии наук, в настоящее время готовится к печати учеником и сотрудником Норы Ноевны А. З. Лихтшангофом.

Н. Н. переводила письма и ботанические сочинения академика П. С. Палласа. Взыскательная к точности прочтения латинских текстов XVIII века, она предпочитала иметь дело непосредственно с автографом, а потому трудные для понимания фрагменты рукописей изучались ею в читальном зале Петербургского филиала архива РАН. Тщательно сверенные с оригиналами письма Палласа к Н. Бурману и П. И. Шангину опубликованы наряду с ее переводами (1997). Очень трудоемкой была работа с прочтением комментариев К. И. Максимовича к собранной К. П. Тунбергом коллекции рисунков растений для публикации их в Японии (1994). Таким образом, союз с Ботаническим институтом предоставлял простор для самой разнообразной (часто очень срочной и неожиданной) деятельности и по выражению самой Норы Ноевны «удовлетворял ее честолюбие», однако это был союз «по любви», и его плодотворность для науки несомненна.

Другой важнейшей сферой деятельности Норы Ноевны была педагогика. На протяжении 35 лет она заведовала кафедрой латинского языка Педиатрического института. Она считала, что учебные планы преподавания латинского языка в медицинских вузах в существующем виде формальны и являются данью отжившей традиции. Не желая служить анахронизму, преодолевая бюрократические препоны, Нора Ноевна искала пути модернизации курса и находила их в живом общении с заинтересованными лицами. Ее единомышленниками были студенты организованного ею при кафедре кружка, выполнявшие под ее руководством переводы классических медицинских сочинений. В 1970-е гг. она с большим успехом вела курс биологической номенклатуры для участников курсов повышения квалификации в Педагогическом институте им. А. И. Герцена. Как автор многих методических пособий и руководств Н. Н. подняла уровень преподавания латыни на базе Педиатрического института и способствовала утверждению его авторитета в этой области. Н. Н. надеялась опубликовать учебник для ботаников, обобщавший ее многолетний опыт. Подобное издание было бы очень полезным, а имеющиеся в огромном архиве М. Э. Кирпичникова материалы могут в дальнейшем способствовать осуществлению этого проекта.

Нора Ноевна прожила счастливую жизнь. Всегда имея перед собой ясные цели, она умела их осуществлять. Человек высокообразованный, она являлась одной из последних представительниц ленинградской интеллектуальной элиты. В последние годы жизни Нора Ноевна много путешествовала и побывала в Швеции, Италии, Испании, Франции, Голландии. Ее наблюдения и суждения об увиденных предметах искусства отличались неожиданностью и остротой восприятия. Банальностей она не терпела.

Свойственные Норе Ноевне сдержанность и достоинство, светлый дисциплинированный ум, петербургский склад речи и, наконец, благородство осанки (всегда прямая спина) воспитывали людей, с ней соприкасавшихся. При этом ни тени сухости, педантизма или нетерпимости к окружающим в ней не было. Порой она могла позволить себе озорные, даже рискованные сентенции. Ее ирония скрывала доброе сердце. Она всегда была готова прийти на помощь — совершенно бескорыстно, не жалея ни денег, ни времени. У Норы Ноевны была благополучная семья. Ее муж, Юрий Соломонович Забинков, тоже выпускник филфака, преподавал русскую словесность и был поэтом. Она вырастила дочерей и увидела внуков, общение с которыми приносило много радости.

Полная планов еще за полгода до смерти Нора Ноевна встретила ее приход удивительно мужественно. «Если там ничего нет, — сказала она одной из знакомых, навестившей ее в больнице, — то это меня вообще не касается, а если там что-то есть, то будет интересно». Интересным она находила и анализ собственных ощущений на пороге ухода из жизни: «В умирании тоже есть свой интерес». При этом она не прекращала работать: правила латинские тексты описаний новых таксонов, не выпускала из рук «Энциклопедический словарь лекарственных растений...» (1999), для которого она много потрудилась. Огорчалась, находя в нем ошибки, и радовалась, что их было немного. Заметим, что эта книга выпускалась при форс-мажорных обстоятельствах: Издательский отдел Химико-фармацевтической академии «гнал» издание по настоянию ее ректора Г. П. Яковлева, знавшего о том, что дни Норы Ноевны были уже сочтены.

Она успела продиктовать несколько биографических эпизодов и высказать ряд соображений, подводивших итог ее педагогического опыта. Магнитофонная запись сохранила ее голос и интонации. Эти устные очерки, изящные и законченные, свидетельствуют о том, что память и чувство формы ей не изменяли. Только за неделю до смерти, уже не в силах сопротивляться мучительной боли, Нора Ноевна перестала работать. Может быть, уходя из нашего мира и надеясь встретиться с близкими ей людьми, она приняла крещение. Обряд совершил священник, отец Георгий, некогда музыкант, игравший в джазе. Люди, знавшие Нору Ноевну Забинкову, надолго сохранят в памяти ее светлый образ.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Н. Н. ЗАБИНКОВОЙ

1957. Латинско-русский словарь для ботаников: Справочное пособие по систематике высших растений. Вып. 2 / Под ред. Б. К. Шишкина. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 335 с. (Совместно с М. Э. Кирпичниковым).

1958. Некоторые вопросы современной ботанической терминологии и принципы составления латинско-русского ботанического словаря: Автореф. дис. ... канд. филол.

наук. Л. 16 с. (Ин-т языкознания АН СССР. Каф. иностр. языков Военно-мед. акад. им. С. М. Кирова).

1964. Names of taxa above the rank of order // Taxon. Vol. 13. N 5. P. 157—160.

1965. О переводе на русский язык латинских названий растений (К вопросу о русской ботанической номенклатуре) // Бот. журн. Т. 50. № 7. С. 962—966.

Generic names ending in *-ma* and family names derived from them // Taxon. Vol. 14. N 6. P. 184—187.

1966. Некоторые вопросы происхождения и правописания русских ботанических терминов // Бот. журн. Т. 51. № 3. С. 389—395.

(Рец.) William T. Stearn. Botanical Latin. History, grammar, syntax, terminology and vocabulary. London — Edinburgh, Nelson. 1965. (Уильям Т. Стерн. Ботаническая латынь. История, грамматика, синтаксис, терминология и словарь. 1965) // Бот. журн. Т. 51. № 11. С. 1654—1657. (Совместно с М. Э. Кирпичниковым).

1967. (Рец.) Словарь ботанических терминов. Сост. словарной ботан. комис. / Под ред. И. Дагис (отв. ред.) и др. Вильнюс: «Минтис», 1965. (На литов. яз.) // Бот. журн. Т. 52. № 1. С. 122—123. (Совместно с М. Э. Кирпичниковым).

1968. Generic names ending in *-is* and the determination of their stems // Taxon. Vol. 17. N 1. P. 19—33.

1971. Правила произношения латинских названий животных и растений: Учебное пособие для летней практики студентов-биологов I курса МГУ. Вып. 1. М.: Изд-во Москов. ун-та. 32 с. (Совместно с Г. Н. Горностаевым и Н. Н. Каденом).

1974. Латинские названия животных и растений: Учебное пособие. М.: Изд-во Москов. ун-та. 147 с. (Совместно с Г. Н. Горностаевым и Н. Н. Каденом).

1976. Проект стандартизации русских названий семейств сосудистых растений // Бот. журн. Т. 61. № 10. С. 1337—1353. (Совместно с М. Э. Кирпичниковым).

1977. Русско-латинский словарь для ботаников / Филол. ред. Я. М. Боровского. Л.: Наука. 855 с. (Совместно с М. Э. Кирпичниковым).

1986. (Рец.) Тер-Казарьян Р. М., Мкртумян Р. М., Ананян Л. Г. Унификация по суффиксам транслитерированных названий таксонов высших рангов прокариотов и эукариотов. Методические рекомендации. Ереван, 1983 // Биол. журн. Армении. Т. 39. № 7. С. 639—640. (Совместно с М. Э. Кирпичниковым).

1989. Карл Линней. Философия ботаники. М.: Наука, 1989. (Перевод и комментарии). (Совместно с И. Е. Амлинским, М. Э. Кирпичниковым).

1990. Ботанико-фармакогностический словарь / Под ред. К. Ф. Блиновой и Г. П. Яковлева. М.: Высшая школа. 272 с. (Совместно с К. Ф. Блиновой, Н. А. Борисовой и др.).

1991. Русско-латинский указатель основных физико-географических названий СССР, 1 // Новости сист. высш. раст. Т. 28. Л.: Наука. С. 166—181. (Совместно с М. Э. Кирпичниковым).

1993. Русско-латинский указатель названий основных административно-территориальных единиц, прежде входивших в состав СССР // Новости сист. высш. раст. Т. 29. СПб.: Наука. С. 153—159. (Совместно с М. Э. Кирпичниковым).

Русско-латинский указатель основных физико-географических названий территории бывшего СССР, 2 // Там же. С. 142—153. (Совместно с М. Э. Кирпичниковым).

1994. (Перевод с лат.) Commentaries by C. J. Maximowicz Regarding C. P. Thunberg's Japanese Herbarium and Unpublished Icones Plantarum Japonicarum [Herbarium Thunbergianum] // C. P. Thunberg's drawings of Japanese plants. Tokyo: Marusen Co. Ltd. P. 455—489.

1997. Медицинское кредо Карла Линнея. Афоризмы к «Materia medica» // Латинский язык в медицине и фармации: Тез. науч.-метод. конф. преподавателей латинского языка. СПб.: Изд-во СПХФА. С. 11—12.

[Перевод писем с лат.] *А. К. Сытин.* П. С. Паллас, П. И. Шангин и Екатерина Великая // Вопросы истории естествознания и техники. № 2. С. 123—141.

[Перевод писем с лат.] *А. К. Сытин.* Петр Симон Паллас — ботаник. М.: КМК Scientific Press. 338 с.

1998. Теория номинации у Карла Линнея // Кирпичников М. Э. Справочное пособие по систематике высших растений. Вып. 3. СПб.: Мир и семья. С. 62—66.

«Lachesis naturalis» Карла Линнея — энциклопедия здорового образа жизни // Проблемы человека: гуманитарные аспекты / Матер. науч.-метод. конф. СПбГПМА. Ч. 2. С. 37—41. (Совместно с А. З. Лихтшангофом).

1999. Энциклопедический словарь лекарственных растений и продуктов животного происхождения. Учеб. пособие / Под ред. Г. П. Яковлева и К. Ф. Блиновой. СПб.: Спец. литература. 407 с.

© *А. К. Сытин, А. Е. Бородина-Грабовская, Т. В. Егорова*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 26 VI 1999

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

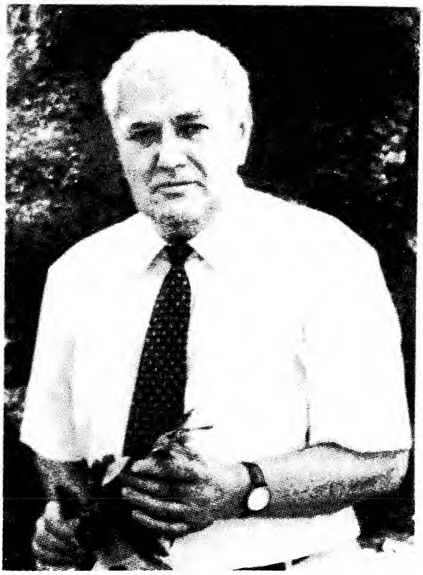
УДК 92 (47 + 57):470

ЛЕВ ЮСТИАНОВИЧ БУДАНЦЕВ

(к 70-летию со дня рождения)

G. V. DELLE, V. T. YARMISHKO. LEV YUSTIANOVICH BUDANTSEV (ON THE OCCASION OF HIS 70TH BIRTHDAY)

Исполнилось 70 лет со дня рождения Л. Ю. Буданцева — известного ученого-палеоботаника, члена-корреспондента Российской академии наук, доктора биологических наук, директора Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, чья трудовая деятельность началась здесь 47 лет назад.



Л. Ю. родился 22 июня 1929 г. в г. Борисоглебске Воронежской обл. в семье служащего. В 1935 г. семья переезжает в Алма-Ату, где в 1937 г. Л. Ю. поступает в школу. В его 12-й день рождения началась Великая Отечественная война. Среди детских воспоминаний того периода навсегда остались в памяти мальчика: затемнения, уроки в 3 смены, тетради из оберточной бумаги, коптилки, сводки Информбюро. В конце войны, летом 1944 г., в доме отдыха в горах юному Л. Ю. запомнились встречи с больным В. Л. Комаровым, жившим по соседству. Окружающие говорили, что академик любит растения, и ребята, собирая их на склонах гор, носили Владимиру Леонтьевичу целые охапки.

В старших классах Л. Ю. начинает проявлять интерес к биологии. Стимулом послужила случайно прочитанная в старом научном журнале статья А. А. Еленкина о лишайниках, их симбиотической природе. Симбиоз..., что-то таинственное скрыто в мирном сосуществовании грибов и водорослей внутри особых организмов, радужной накипью покрывающих скалы в горных окрестностях города или гнездами тонких чешуек сидящих на коре деревьев. Л. Ю. удалось упросить родителей купить простенький школьный микроскоп. Изучение лишайников привело к мысли: а может быть, растения и животные — тоже результат симбиоза некогда самостоятельных одноклеточных организмов? Много позже станут известны все «за» и «против» симбиотической гипотезы происхождения многоклеточных организмов, а пока идея показалась оригинальной, захватила воображение. Созрело решение посвятить себя изучению загадочных лишайников.

Скоро в школе становится скучно. Л. Ю. узнает, что в Казахском государственном университете организованы подготовительные курсы для возвратившихся с войны недоучившихся в школе молодых людей. С трудом Л. Ю. удалось попасть на эти курсы и через год он становится студентом биофака КазГУ, естественно, кафедры ботаники. На всю жизнь Л. Ю. остался благодарен своим первым учителям: С. Р. Шварцман, Н. Т. Агеевой, И. М. Никифоровой и, конечно, Валентине Степановне Корниловой — первому казахстанскому палеоботанику. Все они в свое время были учениками замечательного ботаника Николая Васильевича Павлова, рассказы которого о своем учителе — Владимире Леонтьевиче Комарове на ежегодных заседаниях ботанического кружка надолго западали в душу юного исследователя. Трепетное отношение к гербаризации, романтика ботанических экскурсий, постоянное общение учителей и учеников — все это явилось прекрасной школой и стимулировало стремление Л. Ю. к самостоятельности и творчеству.

После окончания 2-го курса Л. Ю. был приглашен поехать в геологическую экспедицию в Центральный Казахстан другим замечательным ученым и педагогом, Виктором Викторовичем Лавровым, который до сих пор остается старшим товарищем и наставником. Двумя годами раньше он с В. С. Корниловой заново открыл несколько захоронений ископаемых растений. Л. Ю. получил первое палеоботаническое задание — вместо студенческой практики собрать коллекцию растительных остатков.

Л. Ю. с обветренным, обожженным солнцем лицом, воспаленными от пыли глазами провел много дней в открытом кузове трехтонки, загруженной экспедиционным имуществом, продуктами, бочками с бензином. От горизонта до горизонта тянулась серая, желтая, красноватая пустыня с редкими кустиками солянок и полыней. Справа от едва намеченной дороги, насколько мог видеть глаз, простиралась морщинистая белесая безжизненная равнина — типичный «бедленд». Где-то здесь В. С. Корнилова собирала остатки ископаемых растений. Ержилансай — «урочище змей», так примерно переводится название этого места в Тургайской впадине. Л. Ю. вспоминает: «Жара, хочется пить, тупо время от времени тюкаю кайлом по комкам плотной глины, и вдруг что-то похожее на рисунок листа показалось в разломе породы. Несколько взмахов — и кайло отворачивает пласт глины: на его светлой поверхности с десяток отпечатков отчетливых, словно живых листьев и веточек хвойных. Дальше еще и еще — настоящий каменный гербарий! Видимо, тогда и решилась окончательно моя судьба ученого».

Затем — курсовая работа, доклад в ботаническом кружке, после 3-го и 4-го курсов — экспедиции в Северное Приаралье, Прииртышье, Восточный Казахстан, новые и новые находки. Особенно памятной осталась первая находка листа пальмы и сопровождавших ее субтропических растений в урочище Такырсор на северо-востоке Казахского мелкосопочника.

В начале 1952 г. Л. Ю., студент 5-го курса, был направлен благодаря стараниям В. С. Корниловой на преддипломную практику в Ленинград, в БИН, где Отделом палеоботаники руководил замечательный ученый с мировым именем, автор первого отечественного учебника палеоботаники, академик Украинской академии наук Африкан Николаевич Криштофович. Для дипломной работы он рекомендовал Л. Ю. выбрать описание находки той самой пальмы как своего рода палеоботанического открытия, что Криштофович подчеркнул в своем отзыве. Он же предложил подготовить короткую статью для «Докладов Академии наук» (опубликована в 1953 г.). Дипломная работа заняла всего 17 страниц и получила отличную оценку.

Распределением в Ленинград в аспирантуру БИН АН СССР Л. Ю. обязан Ирине Алексеевне Ильинской, ныне старейшему научному сотруднику лаборатории палеоботаники БИН. Далее последовала еще одна экспедиция в Северный Казахстан уже с университетским значком на лацкане. В Петропавловске (казахском) пересадка на поезд и «прощай, Казахстан». Впрочем, не «прощай» — в Алма-Ате остались родители, младший брат Аркадий (ныне профессор, заведует лабораторией в Институте биофизики в Пущине на Оке), а также студентка 3-го курса Аня (с 1953 г. — жена Л. Ю.), которую два года назад Л. Ю. привел к В. С. Корниловой и убедил заняться палеоботаникой.

Анна Ивановна Киричкова — ныне известный палеоботаник-биостратиграф, доктор наук, профессор, заведует отделом в Нефтяном научно-исследовательском геолого-разведочном институте. Вместе с Л. Ю. они вырастили двух сыновей: Андрея (1957 г. рождения, доктор наук) и Кирилла (1965 г. рождения, кандидат наук).

Осенью 1953 г. умер А. Н. Криштофович, первый руководитель диссертационной работы Л. Ю. Новый руководитель Т. Н. Байковская старалась заменить романтическую увлеченность диссертанта на строгую научность в постановке и решении вопросов истории палеогеновой флоры Северного Приаралья и Павлодарского Прииртышья. Вскоре после кончины Криштофовича заведующим Отделом палеоботаники становится Армен Леонович Тахтаджян, крупнейший морфолог-эволюционист и систематик высших растений, ныне академик, признанный глава мировой ботаники. Аспирант Буданцев за год до окончания учебы в аспирантуре представил готовую кандидатскую диссертацию и в мае 1956 г. успешно ее защитил. Ему удалось обосновать одну из крупнейших в палеогене флористических сукцессий — смену палеофлоры «полтавского» типа на «тургайскую» в зауральском регионе.

Младший научный сотрудник Л. Ю. активно включился в научную и общественную работу. Но каждую весну знакомое нетерпение — скорее в путь, в поле, на поиск новых ископаемых растений. Сегодня за плечами ученого более 40, как правило, дальних и очень не простых экспедиционных поездок. Кроме своих научных интересов Л. Ю. охотно выполнял попутные задания коллег: палеокарполога П. И. Дорофеева — собрать растительную «труху» в угленосных слоях, окаменелую древесину для палеоксилитома И. А. Шилкиной, обугленные веточки хвойных для И. Н. Свешниковой; Ирина Николаевна вскоре и на долгие годы стала постоянным спутником в экспедиционных поездках и соавтором многих научных работ.

Экспедиции следовали одна за другой: Забайкалье, Прибалтика, Украина и наконец Арктика. Арктическая тема была навеяна работами А. Н. Криштофовича, считавшего древнюю Арктику родиной покрытосеменных растений, что противоречило теории А. Л. Тахтаджяна о восточно-азиатском центре их возникновения. Шпицберген, Земля Франца-Иосифа, Новосибирские о-ва, арктическое побережье Восточной Сибири. Сотни и сотни образцов с остатками растений, большинство из них обнаружено впервые. И это несмотря на крупные палеоботанические исследования в Арктике, проведенные О. Геером, И. Шмальгаузеном, А. Натгорстом во второй половине прошлого века.

Новые материалы убедительно показали ошибочность представлений А. Н. Криштофовича о творческой роли арктической флоры в эволюции покрытосеменных, которая оказалась крайне незначительной. Первый том монографии «Ископаемые флоры Арктики» (Свешникова, Буданцев, 1968) подвел первые итоги арктической эпопеи.

А экспедиции продолжались. Якутия, бассейн р. Вилюй, вдвоем с женой на моторной лодке пройдено более 500 км. Последние километры вниз по Вилюю лодка едва не черпала бортами воду, будучи сверх нормы нагружена образцами породы с остатками растений меловой флоры. Около 100 видов было установлено в вилюйской палеофлоре, которую начал изучать еще О. Геер в прошлом веке и продолжил в наше время замечательный ученый, глава московской палеоботанической школы Всеволод Андреевич Вахрамеев.

С начала 1970-х гг. начинается другая эпопея — камчатская. По приглашению сотрудников Нефтяного научно-исследовательского геолого-разведочного института (ВНИГРИ) Л. Ю. включился в проект изучения палеогеновых отложений на Западной Камчатке, где должен был исследовать ископаемые растения для стратиграфического расчленения толщ осадочных отложений. Новые коллеги, опытные геологи-полевики Ю. Н. Григоренко, Ю. С. Воронков и др., новые проблемы, суровые скалы морского побережья Западной Камчатки, новые типы вымерших растений на многие годы захватили интересы Л. Ю. Наряду с этим Л. Ю. уделяет большое внимание прикладному использованию результатов палеоботанических исследований в практике геологических работ, сотрудничая постоянно с рядом геологических учреждений страны в Санкт-Петербурге, Москве, Якутске, Петропавловске-Камчатском и др. Его материалы использованы при составлении схем стратиграфии континентального мела и

Центральной Якутии, палеогена Шпицбергена, Западной Камчатки и др. (1974, 1975, 1976, 1978, 1979, 1983, 1984).

В 1975 г. Л. Ю. успешно защитил докторскую диссертацию по истории растительного мира Арктики в раннем кайнофите, в которой были обобщены и проанализированы известные и оригинальные палеоботанические материалы. При этом был сформулирован главный вывод: арктическая палеофлора в кайнофите вторична по своему происхождению, а ее доминанты высоко специализированы в условиях высоких широт и мало пригодны для творческого процесса эволюции. Но древнеарктический тип флоры вполне самобытен и имел циркумполярное распространение. Подробно эти результаты изложены в монографии «История арктической флоры эпохи раннего кайнофита» (1983), а также в небольшой книжке «Ранние этапы формирования и расселения умеренной флоры Бореальной области» (1986), позже изданной на английском языке в США (1992). В этих работах была развита концепция палеофлористического районирования Бореальной области на крупные подобласти, подразделенные на провинции. Анализ обширного материала привел Л. Ю. к выводу о миграционном происхождении многих типов древнеарктической флоры, умеренно мезофильный характер которой сформировался на востоке Северной Азии, а доминанты продвигались с запада на восток через Берингию; на некоторых этапах миграционные потоки имели обратное направление (в эпоху палеогенового климатического «оптимума», например).

В эти же годы Л. Ю. совершил ряд зарубежных поездок для ознакомления с палеоботаническими центрами в Чехословакии, Болгарии, США, на Кубе, во Вьетнаме (в результате собрана интересная коллекция ископаемых растений, единственная в нашей стране). Пятимесячное плавание вокруг Индийского океана в составе крупной ботанической экспедиции на научно-исследовательском судне «Академик Вернадский» позволило Л. Ю. собрать обширнейший материал для пополнения коллекций растений из многих тропических стран. Не случайно поэтому параллельно с чисто флористическими исследованиями решаются многочисленные вопросы систематики и таксономии. Л. Ю. — один из основных авторов многотомных трудов «Основы палеонтологии» (1963), «Жизнь растений» (1980), «Ископаемые цветковые растения СССР» (1982); им описано более 150 новых для науки таксонов ископаемых растений.

В 1972 г. Л. Ю. был назначен заведующим Ботаническим музеем БИН, где с первых дней включился в разработку и создание экспозиции «История и эволюция растительного мира». Потребовались новые экспонаты остатков ископаемых растений. Снова специальные поисковые экспедиции на Кавказ, в Среднюю Азию, Закарпатье, Казахстан. Обширный материал заполнил помимо витрин несколько десятков крупных шкафов. В музее появилась новая палеоботаническая коллекция, включающая в себя многие тысячи образцов: отпечатков листьев, плодов, древесин. Развернулась большая научная работа и по другим разделам ботаники, сотрудники музея один за другим защищали кандидатские и докторские диссертации. Активизировалась работа с коллекционными фондами и по созданию новых музейных экспозиций. Результатом этого направления работ явилось несколько исторических и методических публикаций по музейной тематике (1974, 1980а, б).

В 1983 г. академик А. Л. Тахтаджян, директор БИН АН СССР, назначил Л. Ю. своим заместителем по науке. Время еще более уплотнилось, появились незнакомые проблемы управления крупнейшим академическим институтом, сложнейшим коллективом научных работников. Вот тут пригодились опыт комсомольской и партийной работы, многолетняя деятельность депутата и председателя комиссии районного Совета народных депутатов (1961—1969 гг.).

В 1985 г. Л. Ю. был избран директором института, что совпало с началом перестройки и постепенным усложнением процессов управления и внедрением его новых форм. На научную работу оставалось все меньше и меньше времени, но она продолжалась. Систематическое изучение новых оригинальных палеоботанических материалов с Камчатки постепенно проясняло запутанные процессы палеофлорогенеза на северо-востоке Азии, связанные с вековыми изменениями в составе вымершей флоры в результате палеофлористических сукцессий, связанных в свою очередь с изменениями палеоклимата в регионе. Ряд публикаций и докладов на международных и российских совещаниях был посвящен этим проблемам. Монография «Позднеэоценовая флора Западной Камчатки» (1997 г.) также внесла вклад в изучение палеогеновой истории растительного мира Северной Азии. В настоящее время в работе находится вторая, заключительная, монография по камчатской палеофлоре.

Несмотря на чрезвычайную загруженность, Л. Ю. немало внимания уделяет научно-организационной деятельности в качестве члена бюро Отделения общей биологии РАН, председателя Научного совета по ботанике при ООБ РАН, вице-президента Русского ботанического общества, председателя специализированного Ученого совета по защитам диссертаций на соискание ученой степени доктора биологических наук. Под руководством Л. Ю. были защищены кандидатские и докторские диссертации сотрудников нашего института, а также ботанических учреждений страны и сопредельных государств (бывшего СССР).

Л. Ю. награжден медалью «За доблестный труд» (1970).

Л. Ю. — ученый с четкой гражданской позицией, влюбленный в свое дело, блестяще владеющий речью и пером; он доброжелателен и спокоен, безукоризненно корректен в отношениях с коллегами независимо от их званий и положения в научном сообществе; его высокая квалификация и многолетний опыт руководителя обеспечили сохранность научного потенциала БИН в сложный для отечественной науки период.

В настоящее время основными заботами Л. Ю. остаются проблемы, связанные с жизнью института, с решением куда более трудных, чем научные, проблем выживания в постоянно меняющихся условиях и размерах финансового и материально-технического обеспечения десятков плановых научных тем и огромного «хозяйства» института, поддержания оптимистического, творческого настроения у сотен его сотрудников.

Юбилейная статья предполагает оценку проделанного, но подводить итоги еще рано, а потому пожелаем Льву Юстиановичу доброго здоровья, долгих лет активной плодотворной деятельности, новых захватывающих путешествий и интересных находок, талантливых учеников и последователей.

© Г. В. Делле, В. Т. Ярмишко

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданцев Л. Ю. Новая находка пальмы *Sabal* в Казахстане // Докл. АН СССР. 1953. Т. 93. № 2. С. 347—348.

Буданцев Л. Ю. Палеогеновые флоры Павлодарского Прииртышья и Северного Приаралья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1956. 16 с.

Буданцев Л. Ю. Эоценовая флора Павлодарского Прииртышья // Сб. памяти А. Н. Криштофовича. М.; Л., 1957. С. 177—198.

Буданцев Л. Ю. Олигоценовая флора Северного Приаралья // Проблемы ботаники. 1959. Вып. 4. С. 190—252.

Буданцев Л. Ю. Позднемеловая флора Вилюйской впадины // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 1. С. 3—16.

Буданцев Л. Ю. Сто лет изучения ископаемых флор Арктики (к 100-летию выхода 1-го т. «Flora Fossilis Arctica» Освальда Геера) // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 3. С. 909—914.

Буданцев Л. Ю. Музей Ботанического института АН СССР (к 150-летию основания) // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 906—914.

Буданцев Л. Ю. Морфология листьев и таксономия родов *Protophyllum* Lesq. и *Pseudoprotophyllum* Hollick. // Вопросы сравнительной морфологии семенных растений. Л., 1975. С. 90—107.

Буданцев Л. Ю. Находка пальмы *Sabal* в эоценовых отложениях Северо-Западной Камчатки // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 12. С. 1777—1783.

Буданцев Л. Ю. Раннепалеогеновые флоры северо-востока СССР и их стратиграфическое положение // Палеонтология и стратиграфия Дальнего Востока. Владивосток, 1979. С. 92—102.

Буданцев Л. Ю. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л., 1983. 156 с.

Буданцев Л. Ю. Ранние этапы формирования и расселения умеренной флоры Бореальной области // Комаровские чтения. 36. Л., 1986. 60 с.

Буданцев Л. Ю. Ископаемая флора и фитостратиграфия палеогена Западной Камчатки // Вопросы палеофлористики и стратиграфии. Л., 1989. С. 17—30.

Буданцев Л. Ю. Позднеэоценовая флора западной Камчатки // Тр. БИН РАН. 1997. Вып. 19. 115 с.

Буданцев Л. Ю., Григоренко Ю. Н., Друшиц Ю. Г. Складчатые области и массивы Дальнего Востока и Северо-Востока СССР // Стратиграфия СССР. Палеогеновая система. М., 1975. С. 356—400.

Буданцев Л. Ю., Свешникова И. Н. Третичная флора Калининградского полуострова. Ч. IV // Тр. БИН АН СССР. Сер. 8. Палеоботаника. 1964. Вып. 5. С. 81—112.

Буданцев Л. Ю., Чавчавадзе Е. С., Аркадьев Г. В. Путеводитель по музею Ботанического института АН СССР. Л., 1980. 130 с.

Григоренко Ю. Н., Буданцев Л. Ю., Устинов Н. В. Вопросы стратиграфии палеоцен-эоценовых отложений Западной Камчатки // Кайнозой дальневосточных районов СССР: Тр. ВНИГРИ. 1978. С. 81—97.

Свешникова И. Н., Буданцев Л. Ю. Палеозойские и мезозойские флоры Западного Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа и о. Новая Сибирь. Л., 1969. 129 с. (Ископаемые флоры Арктики. Т. 1).

Budantsev L. Yu. Early stages of formation and dispeisal of the Temperate flora in Boreal region // Bot. Rev. 1992. Vol. 79. N 5. P. 1—19.

Budantsev L. Yu. The fossil flora of the Paleogene climatic optimum in North-Eastern Asia // Cenozoic Plants and Climates of the Arctic. NATO ASI. 1994. Ser. 1. Vol. 27. P. 297—313.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 1 VI 1999

ХРОНИКА

УДК 58:069.122 (488)

© Г. А. Фирсов

БОТАНИЧЕСКИЕ ЭКСКУРСИИ ПО СЕВЕРНОЙ ШВЕЦИИ

G. A. FIRSOV. BOTANICAL EXCURSIONS IN NORTH SWEDEN

В августе—сентябре 1998 г. автору этих строк довелось участвовать в дендрологической экспедиции по Северной Швеции по приглашению шведского Университета сельскохозяйственных наук и арборетума Норр. Это была уже четвертая поездка, начиная с 1994 г. Целями экспедиции были знакомство с дендрологическими коллекциями; обследование деревьев и кустарников, используемых в озеленении; обследование лесных культур хвойных и лиственных интродуцентов; сбор семян древесных растений в природных условиях. Была возможность ознакомиться с естественной лесной растительностью Северной Швеции в различных типах лесорастительных условий, от побережья до горных районов Заполярья. Общая продолжительность маршрута составила 2200 км. Программа экспедиции была тесно связана с тематикой научно-исследовательской работы Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН по проблемам интродукции и акклиматизации, биоразнообразия, принципам комплектования коллекций. Климат обследованного региона значительно суровее, чем климат Петербурга, однако там реже бывают неблагоприятные зимние оттепели, и многие древесные интродуценты, в отличие от парка-дендрария БИН РАН, зимуют под защитой снежного покрова.

На другое же утро после приезда, несмотря на ненастную погоду, состоялась экскурсия в арборетум Норр в сопровождении директора арборетума Элизабет Еберг (Elisabeth Öberg) и проф. Бу Нильссона (Bo Nilsson) для общего знакомства с коллекцией, историей ее создания, особенностями таксономического состава и состояния растений, а также сбора интересующих нас семян и черенков. Арборетум занимает 12 га на левом берегу р. Умеэльвен, в 12 км от г. Умео (Umea) и в 30 км от устья. Это самый северный арборетум Швеции (63°50′ с. ш. и 20°07′ в. д.). Он заложен в 1977 г. по предложению и при деятельном участии C. G. Thögersen, который был его первым директором. Арборетум разделен на 6 главных участков по географическому принципу: Бореальная Скандинавия, Сибирь, Европа, Восточная часть Северной Америки, Западная часть Северной Америки и Восточная Азия. На этих участках растения высаживаются с учетом их возможных биоэкологических особенностей и требований. Из редких видов можно отметить хорошие экземпляры *Sorbus amurensis* Koehne, *Picea koraiensis* Nakai, *Viburnum burejaeticum* Regel et Herd. Обильно плодоносят *Lonicera chamissoi* Bunge ex P. Kir., *Padus maackii* (Rupr.) Kom., *Sorbus koehneana* C. K. Schneid. Удивительно было встретить плодоносящий экземпляр *Cercidiphyllum japonicum* Siebold et Zucc. После экспедиции Элизабет Еберг в горы Северного Китая в 1990 г. в арборетуме появился *Sambucus williamsii* Koehne. В диком виде здесь растет *Ribes rubrum* L. С начала создания арборетума приоритетным направлением деятельности помимо задачи обучения студентов является испытание устойчивых видов древесных растений для использования в садах, парках и лесах Норрландии. Арборетум также служит рекреационной зоной для посетителей и жителей г. Умео. Название «Норр» переводится как «север», «северное направление», оно подчеркивает местонахождение и связь с самой северной частью страны. Уже предварительный опыт показал, что многие виды российской флоры здесь вполне устойчивы и отличаются высокими декоративными качествами.

В 8 км к северу от г. Остерсунд (**Östersund**, 365 м над ур. м.) расположен частный арборетум Эверта Нильссона (**Evert Nilssons Arboretum**). E. Nilsson с 1935 г. создал большую коллекцию (более 400 видов и культиваров), несмотря на условия, когда температура воздуха в отдельные суровые зимы, как в 1978/79 и 1986/87 гг., достигала –(38—39) °С. Здесь представлено 27 таксонов *Picea*, 18 — *Abies*, 10 — *Juniperus*, в том числе такие, которые у нас не испытывались (*Picea omorica 'Nana'*, *P. glauca 'Echinoformis'*). Удивительно было здесь встретить 20-летний экземпляр *Podocarpus nivalis*, зимующий под снегом, и бамбук *Sinarundinaria murielae* (Gamble) Nakai. Из лиственных растений производят впечатление такие ботанические редкости, как *Jamesia americana* Torr. et Gray, *Hebe armstrongii*, *Pieris floribunda* (Pursh) Benth. et Hook., *Rhododendron przewalskii* Maxim., *Daphne blagayana* Frey., в том числе виды флоры России и бывшего СССР (*Rhamnus imeretina* Booth, ×*Sorbocotoneaster pozdnjakovii* Pojark.). О некоторых из них у нас в отечественной литературе сложилось мнение, что они не могут расти в открытом грунте, так как испытывались в прошлом, вымерзли и в настоящее время отсутствуют в дендроколлекциях Петербурга. Опыт арборетума Эверта Нильссона показывает, что эти виды у нас нуждаются в повторной интродукции. Несмотря на то что климат Остерсунда слишком суров для процветания арборетума, этот пример показывает, что́ могут сделать энтузиазм, увлеченность и искусство садовода. Ряд редких видов и форм были отсюда внедрены в коллекции других арборетумов и коммерческие питомники. Сейчас арборетум пользуется заслуженной известностью в Северной Европе.

В настоящее время ведутся работы по созданию арборетума в Мальмбергет (**Arboretet i Malmberget**), окрестностях г. Гэлливаре (**Gällivare**, 450 м над ур. м.), как результат сотрудничества между арборетумом Норр и коммуной г. Гэлливаре. Арборетум заложен в 1985 г. на территории старого сада, ранее принадлежавшего главе компании по разработке железной руды, из-за чего и был основан этот заполярный город. Здесь представлено около 200 экземпляров деревьев и кустарников (45 видов и культиваров) на площади пока всего 500 м^2. Такие цифры не впечатляют, но не надо забывать, что арборетум находится далеко за полярным кругом, где только в июле не бывает заморозков. Значение арборетума для жителей Гэлливаре можно понять после осмотра городских зеленых насаждений, где экзоты почти отсутствуют, а в ведущий ассортимент входят только береза *Betula pubescens* Ehrh. subsp. *tortuosa* (Ledeb.) Nym., рябина *Sorbus aucuparia* L., черемуха *Padus racemosa* (Lam.) Gilib. Последняя растет здесь не деревом, а кустом. В арборетуме обильно плодоносят и не обмерзают *Picea mariana* (Mill.) B. S. P., *P. glauca* (Moench) Voss, *Ribes hudsonianum* Rich. (возраст около 10 лет, получены из Аляски). Не обмерзают *Betula ermanii* Cham. с Камчатки, *Betula papyrifera* Marsh. и *Larix laricina* (Du Roi) C. Koch (образцы с Аляски). Однако даже *Viburnum opulus* L. не превышает высоты 1 м, находится в вегетативном состоянии и подмерзает. *Spiraea japonica* L. fil. '*Rönnberg*', хотя и обмерзает, но выглядит хорошо, обильно цветет до морозов. Арборетум служит для демонстрации и испытаний видов и форм деревьев и кустарников. Он имеет значительные перспективы расширения как территории, так и видового состава. В этом заинтересованы городские власти, жители города и сотрудники арборетума Норр. Уже первый опыт арборетума в Мальмбергет показывает, что и у нас на северо-западе России многие виды интродуцентов могут быть продвинуты в культуре значительно севернее С.-Петербурга.

На другой день после нашего посещения арборетума Норр состоялась поездка в г. Виндельн (**Vindeln**), расположенный в 60 км к северо-западу от Умео (64°14′ с. ш.). В окрестностях города находятся так называемые Виндельнские экспериментальные леса. Их общая площадь 2531 га, из которых 2093 га — плодородные лесные земли с высокобонитетным лесом. Земля принадлежит национальному лесному предприятию Швеции Домэнверкет. Первые экспериментальные участки были заложены в 1909 г. Научно-исследовательская деятельность в лесах Виндельна проводится по следующим направлениям: изучение влияния загрязнения на деревья, почву, поверхностные воды; встречаемость радиоактивных элементов в растениях и животных; связь климатических факторов с лесом; различные методы лесовосстановления; урожайность плодов и семян разных видов деревьев; влияние факторов среды на разные виды деревьев; адаптация и приживаемость растений в зависимости от происхождения; эффект влияния удобрений на лесные биоценозы. Осмотр здесь лесных культур 10-летнего возраста 7 видов хвойных интродуцентов и 1 лиственного (*Populus trichocarpa* Hook.) показал, что деревья *Pinus contorta* Loud. превышают *P. banksiana* Lamb. как по высоте, так и по диаметру (достигают в среднем 3 м в выс. и 3 см в диам.), оба вида вступили в репродуктивное состояние. *Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt., представленный из 3 различных мест природного ареала с высоты 300, 1050 и 1150 м над ур. м. (необходимая информация, включающая также географические координаты места происхождения семян, приведена на этикетках у каждого участка), достигает 1—2 м выс. в отличие от *A. sibirica* Ledeb. (из Нижнего Тагила, Урал), не превышающего 50—60 см выс. По высоте ствола с *A. lasiocarpa* сопоставимы особи *Picea mariana* и *P. glauca*. Наибольшие размеры (до 4.0—4.5 м выс.) имеет *Larix sukaczewii* Dyl. Все хвойные культуры зимостойки. *Populus trichocarpa* достиг в среднем лишь 1.5 м выс. и 1 см в диам., у некоторых особей наблюдается обмерзание концов побегов.

В районе горы Аварду (**Avardo**) находятся старейшие в Швеции посадки (1926 г.) и крупнейшие лесные культуры *Abies lasiocarpa*. Здесь, недалеко от верхней границы леса (около 600 м над ур. м.), *A. lasiocarpa* достигает 15—16(19) м выс. и 15—19(23) см в диам. Деревья с узкоконической кроной, без обмерзаний, хотя у некоторых раздвоенная верхушка. Учитывая многолетний опыт культуры *A. lasiocarpa*, можно сказать, что этот вид едва ли будет применяться в лесном хозяйстве Швеции, однако для озеленения населенных мест и курортных зон эта пихта — самая перспективная. К тому же она очень декоративна благодаря голубоватой окраске хвои, форме кроны, выделяет много эфирных масел.

Ботанически интересное место у горы Гиераварду (**Gieravardo**). Почвы здесь богаты кальцием, богатая травянистая растительность включает в себя много интересных видов. Весь юго-восточный склон горы до границы лесной зоны (800—850 м над ур. м.) занят лиственным лесом из *Betula pubescens* subsp. *tortuosa*, *Alnus incana* (L.) Moench, *Sorbus aucuparia*, *Salix caprea* L., других кустарниковых видов ивы. Хвойные деревья совсем отсутствуют.

После посещения экспериментальных лесных культур Виндельна мы собирали семена в бывшей лесной школе Хэллнес (**Hällnäs**) с элитных деревьев *Betula pendula* Roth. Деревья специально отобраны шведскими дендрологами и считаются лучшими маточниками Северной Швеции для выращивания семенного потомства с целью использования в озеленении (но не для производства древесины). Несколько деревьев возраста от 70 до 100 лет имеют ровные прямые стволы (до 20 м выс. и 70—80 см в диам.) и широкую крону. Обычно сбор семян с них производится в начале созревания, в третьей декаде августа. С точки зрения приживаемости, зимостойкости и коммерческого спроса в Северной Швеции предпочтение отдается образцам местного происхождения. Лучшие плюсовые деревья выявляются и среди других видов, они вносятся в базу данных, наносятся на карту. Сбор семян (например, для делектуса арборетума Норр), по возможности, осуществляется именно с этих экземпляров.

В Швеции 25 национальных парков, которые занимают территорию 6423 км^2, или 1.5 % всей территории страны. Вместе с заповедниками в Швеции находится под охраной более 26 тыс. км^2, или около 5.5 % территории. Требования к потенциальным новым паркам так высоки, что лишь ограниченное число новых территорий может рассматриваться для организации на них такой формы охраны природы. Земля на территории национальных парков принадлежит государству. Они в отличие от многих заповедников сравнительно велики по площади. В национальных парках представлены все типы шведского ландшафта, нетронутые хозяйственной деятельностью человека. Мы посетили национальный парк Абиску (**Abisko**) в сентябре 1995 г. по пути из Умео в норвежский город Тромсё, где проходила Вторая Циркумполярная сельскохозяйственная конференция. Это один из самых старых и крупных национальных парков (основан в 1909 г., площадь 7700 га). Расположен он в горах Северной Лапландии, за полярным кругом, недалеко от границы с Норвегией. Это одно из самых солнечных мест в стране. Но в самом начале сентября температура воздуха была едва выше нуля. Низкие деревца и кустарниковые заросли березы (*Betula pubescens* subsp. *tortuosa*, *B. nana* L.) были почти пожелтевшие. Абиску в переводе с лапландского означает «океанский лес», и действительно, леса на запад тянутся до Атлантического океана. Парк расположен вокруг реки Абискуйокк (**Abiskojokk**), включая устье, где она впадает в озеро Турнетрэск (**Torneträsk**), образуя красивый каньон около 2 км длины. Это типичная альпийская долина с обилием интересных горных растений (*Rhododendron lapponicum* L., *Gentiana nivalis* L., *Silene apetala* Willd., *Pedicularis sceptrum-carolinum* L.).

Незабываемое впечатление оставляет посещение заповедника Евербу (**Överbo**). В 1700 г. этот лес выгорел, возможно от молнии, и с тех пор не подвергался никакому воздействию человека. Этот девственный елово-сосновый лес на площади 9 га — ровесник С.-Петербурга. Самосев и подрост образует только ель, а не сосна, т. е. со временем сосна сменяется елью. Ствол упавшего дерева *Salix caprea* возраста около 100 лет имел 12 м выс. и 27 см в диам. — очень крупные размеры для ивы козьей в этой климатической зоне.

Питомник научно-исследовательской станции Ойебин (**Öjebyn**) в окрестностях г. Питео (**Piteå**) — лучший в Северной Швеции. Здесь выращивается много местных культиваров. Таксоны базового ассортимента для озеленения здесь проходят дополнительные испытания, питомник входит в систему испытаний растений Скандинавских стран. Много образцов из природы Скандинавии (*Rosa dumalis* Becht. и др.). Растения местных видов *Lonicera xylosteum* L. и *Ribes alpinum* L., взятые из природы Северной Швеции и отселектированные, представляют собой будущие культивары, пока еще не зарегистрированные. Они отличаются обильным плодоношением и крупными плодами. У *Padus avium* Mill. '*Laila*', отобранного из природы, из горных районов Швеции, крона пирамидальная, листья слегка опушены, цветки и плоды крупные, кисти прямостоячие. Название культивару при регистрации обычно дается по месту нахождения исходного образца. На питомнике имеется маточный участок специально для нарезки черенков для вегетативного размножения. Гряды питомника, особенно с молодыми растениями, накрыты пленкой или специальным нетканым материалом против сорняков, что себя несомненно оправдывает, гербициды не применяются. Все образцы дикорастущих видов получены, по возможности, из природных местообитаний, что очень важно для дальнейшей работы с ними. Самые старые деревья здесь — это экземпляры *Salix alba* L. (1947 г.), используемые в качестве живой изгороди. Из декоративных красивоцветущих кустарников имеется ряд устойчивых сортов парковых роз, в том числе выведенных здесь же в Ойебине (*Rosa glauca* '*Nova*'). Также имеются многочисленные сорта *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz с цветками разных оттенков желтого, белого и даже розового цвета. Имеется участок перспективных для более широкой культуры видов и форм, которые могут войти в базовый ассортимент для Северной Швеции. За ними проводятся наблюдения в течение ряда лет (не менее 5). Сравнительно недавно появился участок травянистых многолетников. В питомнике Ойебин проводятся исследования по технологии ухода за древесными растениями, используемыми в озеленении и садоводстве Северной Швеции. Это важно при хранении, транспортировке, разгрузке и посадке саженцев. Проблемы приживаемости в 4 самых северных районах Швеции значительны. Они во многом связаны с транспортировкой растений на дальние расстояния, так как большинство питомников находится в южных районах страны. В настоящее время имеется проект совместно с соседними странами разработать и основать сеть питомников для Северной Скандинавии.

Для Ботанического сада БИН РАН из Швеции привезено более 30 новых видов и культиваров живых растений (*Salix pyrolifolia* Ledeb., *Rosa glauca* Pourr. '*Nova*', *Padus avium* '*Colorata*' и др.).

Участие в такой поездке позволяет сравнить уровни адаптированности одних и тех же видов в Северной Швеции и Петербурге, а также расширить представления о возможном таксономическом составе интродуцентов, перспективных для озеленения населенных мест северо-запада России.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 7 XII 1998

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 1999. Т. 84. № 11)

Стр.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

Ископаемые растения — Plantae fossiles

Septomedullocaulon Snig., Gromyko, Mogutch. **gen. nov.** 128
Septomedullocaulon putoranicum Snig., Gromyko, Mogutch. **sp. nov.** 129

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1999. VOL. 84. N 11)

Page

Okolodkov Yu. B. Potentially harmful and toxic dinoflagellates (*Dinophyceae*) in the Eurasian Arctic seas 1
Fedotova T. A. Structural organization of seed cover in the *Rubiaceae* s. l.: diversity, general patterns, taxonomical implication, specialization 17
Belkina O. A., Likhachev A. Yu. Some peculiarities of the moss flora of Kandalaksha State Reserve (White Sea) 36
Rostova N. S. The variability of correlations systems between the morphological characters. 1. Natural populations of *Leucanthemum vulgare* (*Asteraceae*) 50
Sekretareva N. A. *Alnus fruticosa* (*Betulaceae*) shrub communities in the south-east of the Chukchi peninsula 67
Saltykovskaja T. O., Gerasimenko G. G., Ipatov V. S. Ecotopical characterization of swampy pine forests in the north-western Russia using principal component analysis . 81

COMMUNICATIONS 95

Makarova I. V., Sukhanova I. N. The species of the genus *Thalassiosira* (*Bacillariophyta*) found in the eastern shelf of Bering Sea 95
Vedeneev A. M. The lichenes of Sarepta (Volgograd region) 100
Likhonos T. A., Kalashnik N. A. Karyosystematical study of some species of the *Rhodiola* genus (*Crassulaceae*) 107
Kudrjashova G. L., Popova T. N. On the taxonomy of *Allium albidum* and *A. flavescens* (*Alliaceae*) 113
Scherbatjuk A. S., Rusakova L. V., Suvorova G. G., Yjankova L. S., Kopytova L. D. Photosynthesis in conifers as an indicator of their ecology 117

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 125

Snigirevskaya N. S., Gromyko D. V., Mogutcheva N. K. Trunk remains of *Septomedullocaulon putoranicum* gen. et sp. nov. (?*Podocarpaceae* s. l.) from volcanogenic deposits of Tunguska Basin (the Middle Siberia, Lower Triassic) 125

OBITUARIES 138

Tzvelev N. N., Egorova T. V., Vinogradova V. M. In memoriam: Vadim Nikolaevich Tikhomirov (27 I 1932—11 VII 1998) 138
Sytin A. K., Borodina-Grabovskaya A. E., Egorova T. V. In memoriam: Nora Noevna Zabinkova (28 V 1927—16 VI 1999) 141

ANNIVERSARIES AND MEMORIAL DATES 147

Delle G. V., Yarmishko V. T. Lev Yustianovich Budantsev (on the occasion of his 70th birthday) 147

CHRONICLE 153

Firsov G. A. Botanical excursions in North Sweden 153
Index of new plant names 158

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1999. Т. 84. № 11) Стр.

Околодков Ю. Б. Потенциально вредные и токсичные динофлагеллаты (*Dinophyceae*) в морях евразийской Арктики 1
Федотова Т. А. Структурная организация покровов семени в семействе *Rubiaceae* s. l.: разнообразие, общие закономерности, таксономическое значение, специализация . 17
Белкина О. А., Лихачев А. Ю. Некоторые особенности флоры листостебельных мхов Кандалакшского заповедника (Белое море) 36
Ростова Н. С. Изменчивость системы корреляций морфологических признаков. 1. Естественные популяции *Leucanthemum vulgare* (*Asteraceae*) 50
Секретарева Н. А. Сообщества *Alnus fruticosa* (*Betulaceae*) на юго-востоке Чукотского полуострова 67
Салтыковская Т. О., Герасименко Г. Г., Ипатов В. С. Экотопическая характеристика сфагновых сосняков северо-запада России с помощью факторного анализа 81

СООБЩЕНИЯ 95

Макарова И. В., Суханова И. Н. Виды рода *Thalassiosira* (*Bacillariophyta*) восточного шельфа Берингова моря 95
Веденеев А. М. Лишайники Сарепты (Волгоградская область) 100
Лихонос Т. А., Калашник Н. А. Кариосистематическое изучение некоторых видов рода *Rhodiola* (*Crassulaceae*) 107
Кудряшова Г. Л., Попова Т. Н. К таксономии луков *Allium albidum* и *A. flavescens* (*Alliaceae*) 113
Щербатюк А. С., Русакова Л. В., Суворова Г. Г., Янькова Л. С., Копытова Л. Д. Фотосинтез хвойных как индикатор их экологических особенностей 117

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 125

Снигиревская Н. С., Громыко Д. В., Могучева Н. К. Остатки стволов *Septomedullocaulon putoranicum* gen. et sp. nov. (?*Podocarpaceae* s. l.) из вулканогенных отложений нижнего триаса Тунгусского бассейна (Средняя Сибирь) 125

ПОТЕРИ НАУКИ 138

Цвелев Н. Н., Егорова Т. В., Виноградова В. М. Памяти Вадима Николаевича Тихомирова (27 I 1932—11 VII 1998) 138
Сытин А. К., Бородина-Грабовская А. Е., Егорова Т. В. Памяти Норы Ноевны Забинковой (28 V 1927—16 VI 1999) 141

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 147

Делле Г. В., Ярмишко В. Т. Лев Юстианович Буданцев (к 70-летию со дня рождения) 147

ХРОНИКА 153

Фирсов Г. А. Ботанические экскурсии по Северной Швеции 153
Указатель новых названий растений 158

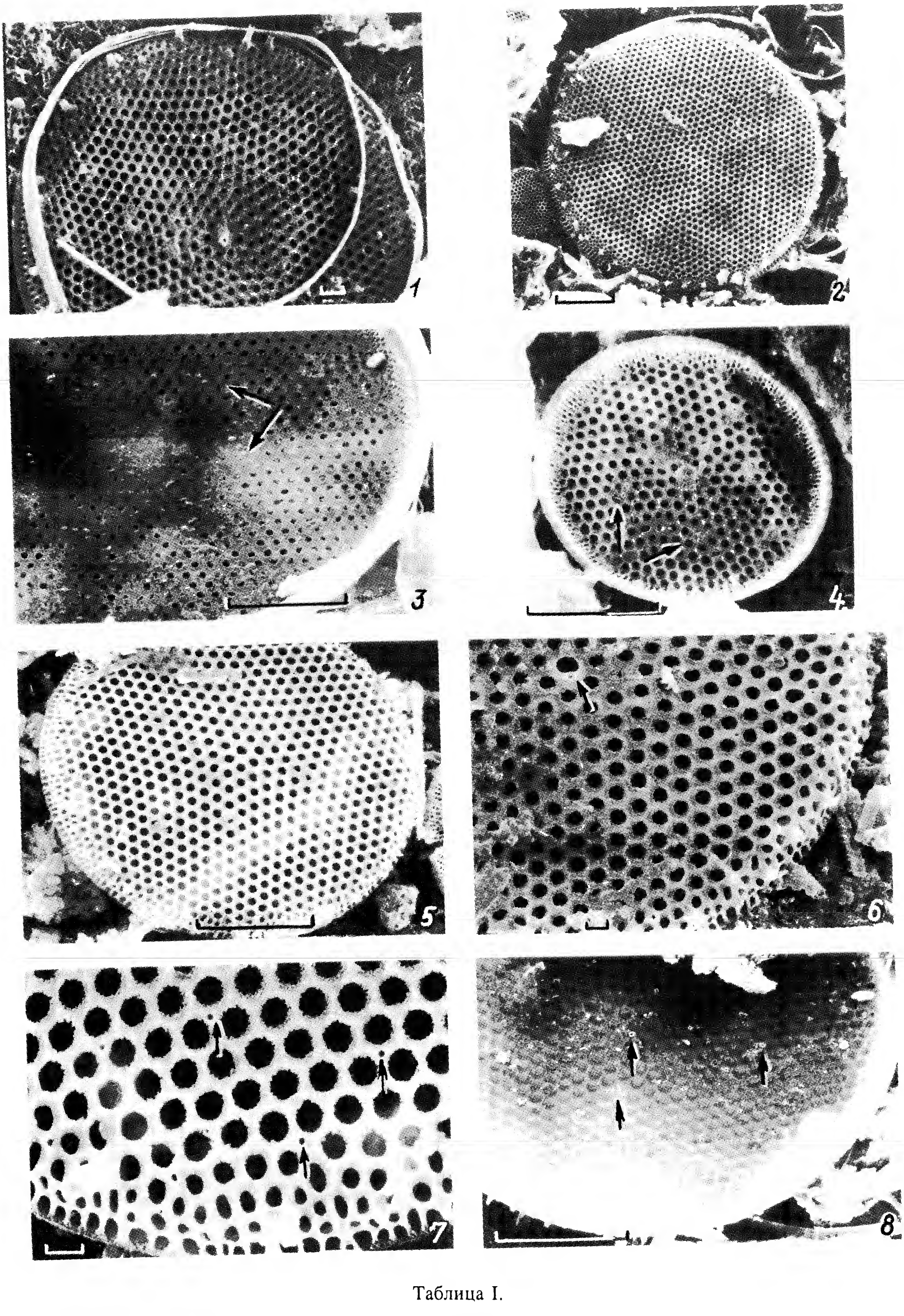


Таблица I.

1 — *Thalassiosira* aff. *angulata*, наружная поверхность створки; *2—4* — *T. anguste-lineata*: *2* — наружная поверхность створки, *3*, *4* — внутренняя поверхность створки с группами околоцентральных выростов с опорами (стрелки); *5—8* — *T. eccentrica*: *5* — наружная поверхность створки, *6* — часть створки с наружным отверстием центрального выроста с опорами (стрелка), *7* — часть наружной поверхности створки, *8* — часть внутренней поверхности створки со створочными выростами с опорами (стрелки). *1—8* — СЭМ. Масштабная линейка: *1*, *6*, *7* — 1 мкм; *2—5*, *8* — 10 мкм.

К с. 97

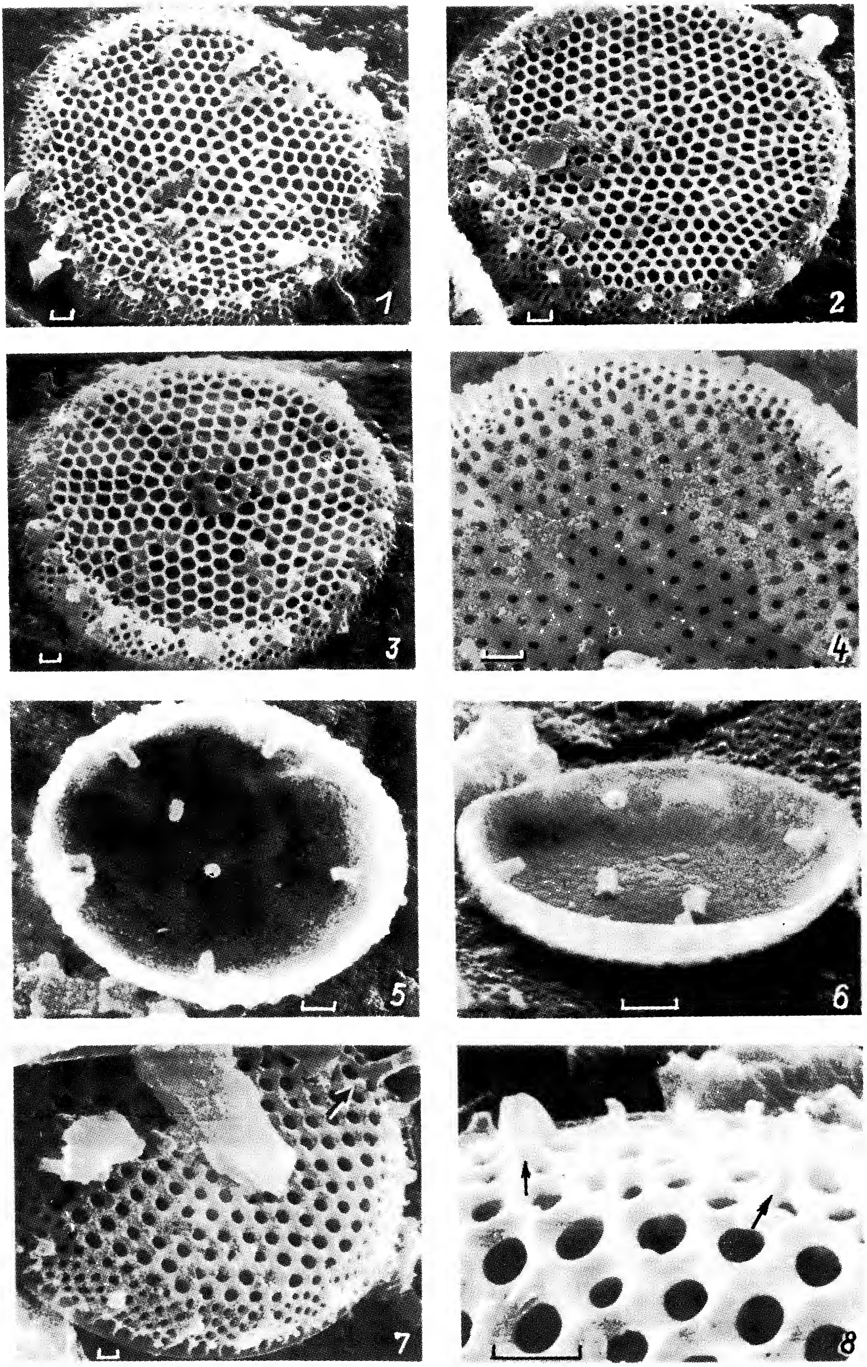


Таблица II.

1—4 — *Thalassiosira favosa*: *1—3* — наружная поверхность створки, *4* — внутренняя поверхность створки; *5*, *6* — *T. oestrupii* var. *venrikae*: створки с внутренней поверхности; *7*, *8* — *Thalassiosira* aff. *leptopus*: *7* — часть створки с наружной поверхности с двугубым выростом (стрелка), краевым кольцом замкнутых выростов и мелкими выростами с опорами на загибе, *8* — край створки с 2 замкнутыми выростами (стрелки) и 3 выростами с опорами. *1—8* — СЭМ. Масштабная линейка: *1—8* — 1 мкм.

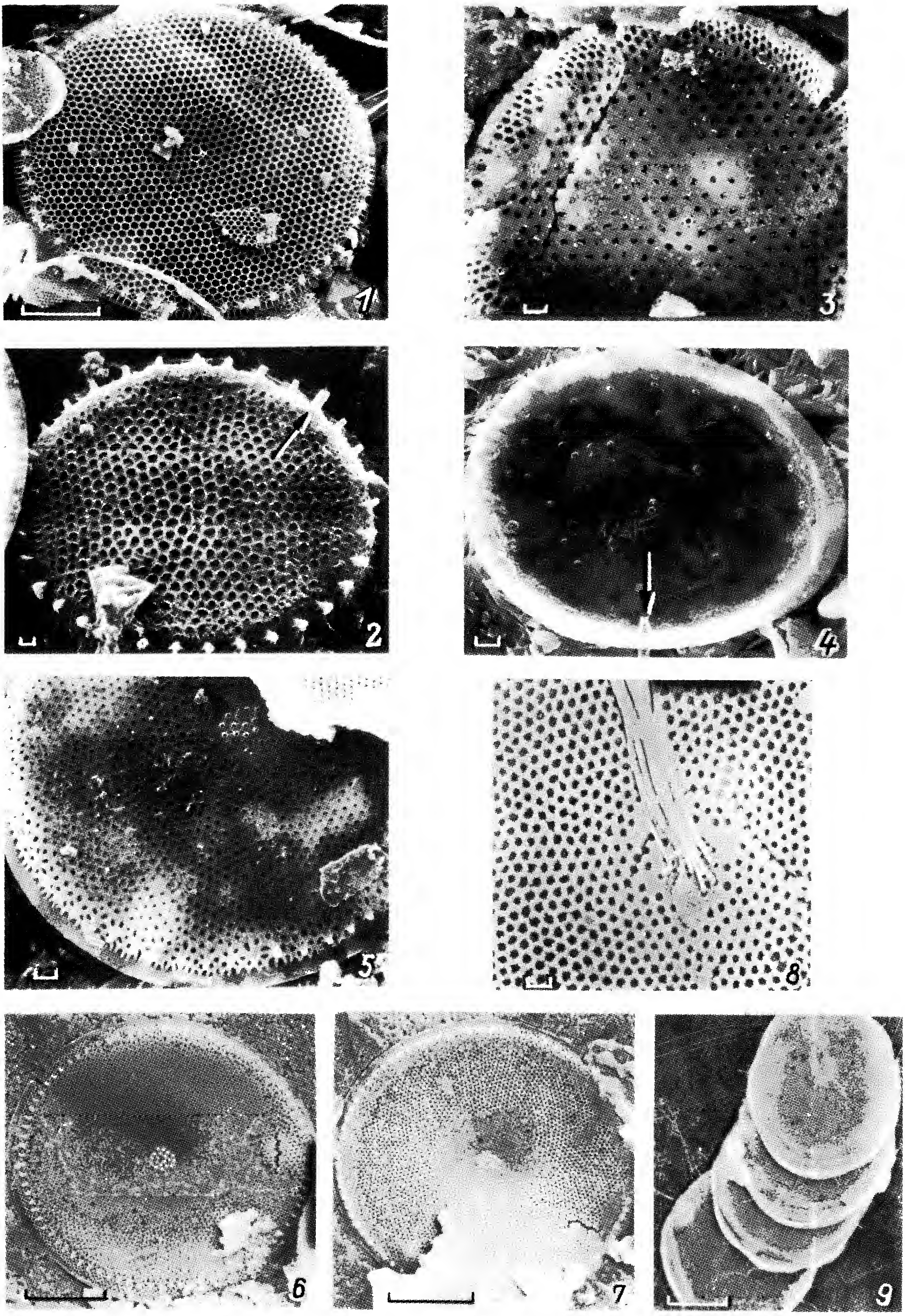


Таблица III.

1—4 — *Thalassiosira pacifica*: *1*, *2* — наружная поверхность створки, *3*, *4* — внутренняя поверхность створки (*2*, *4* — двугубый вырост (стрелки)); *5—9* — *T. hyalina*: *5—7* — различные створки, *8* — хитановые тяжи, выходящие из центральных выростов с опорами, *9* — колония из 4 панцирей. *1—9* — СЭМ. Масштабная линейка: *1*, *6*, *7*, *9* — 10 мкм; *2—5*, *8* — 1 мкм.

К с. 98

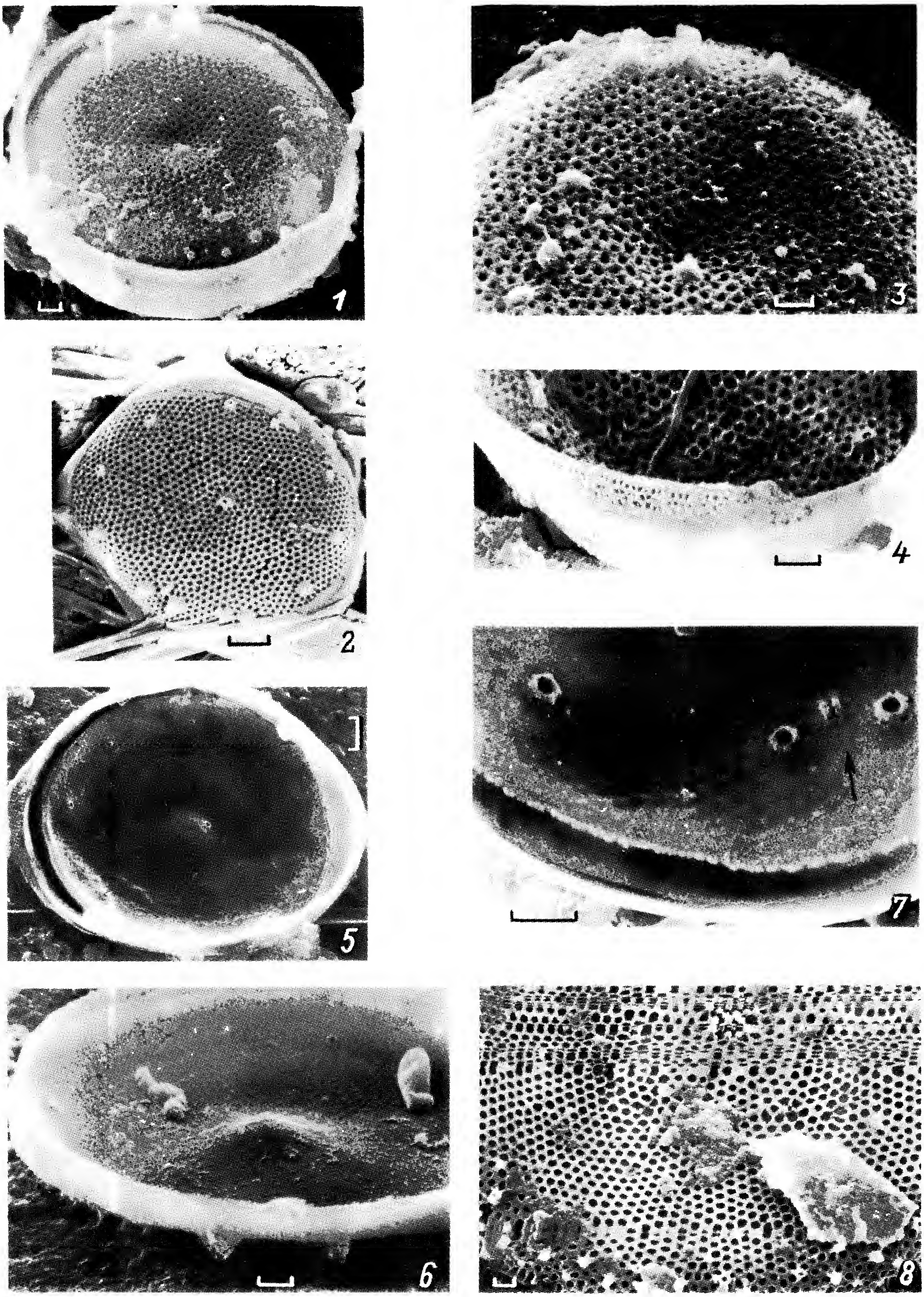


Таблица IV.

1—7 — *Thalassiosira conferta*: *1*, *2* — створки с поясковым ободком, *3* — часть наружной поверхности створки, *4* — край створки и структура вальвокопулы, *5*, *6* — внутренняя поверхность створки, *7* — часть створки с внутренней поверхности с 3 выростами с опорами и двугубым выростом между двумя выростами (стрелка); *8* — *T. gravida*, часть наружной поверхности створки. *1—8* — СЭМ. Масштабная линейка: *1—8* — 1 мкм.

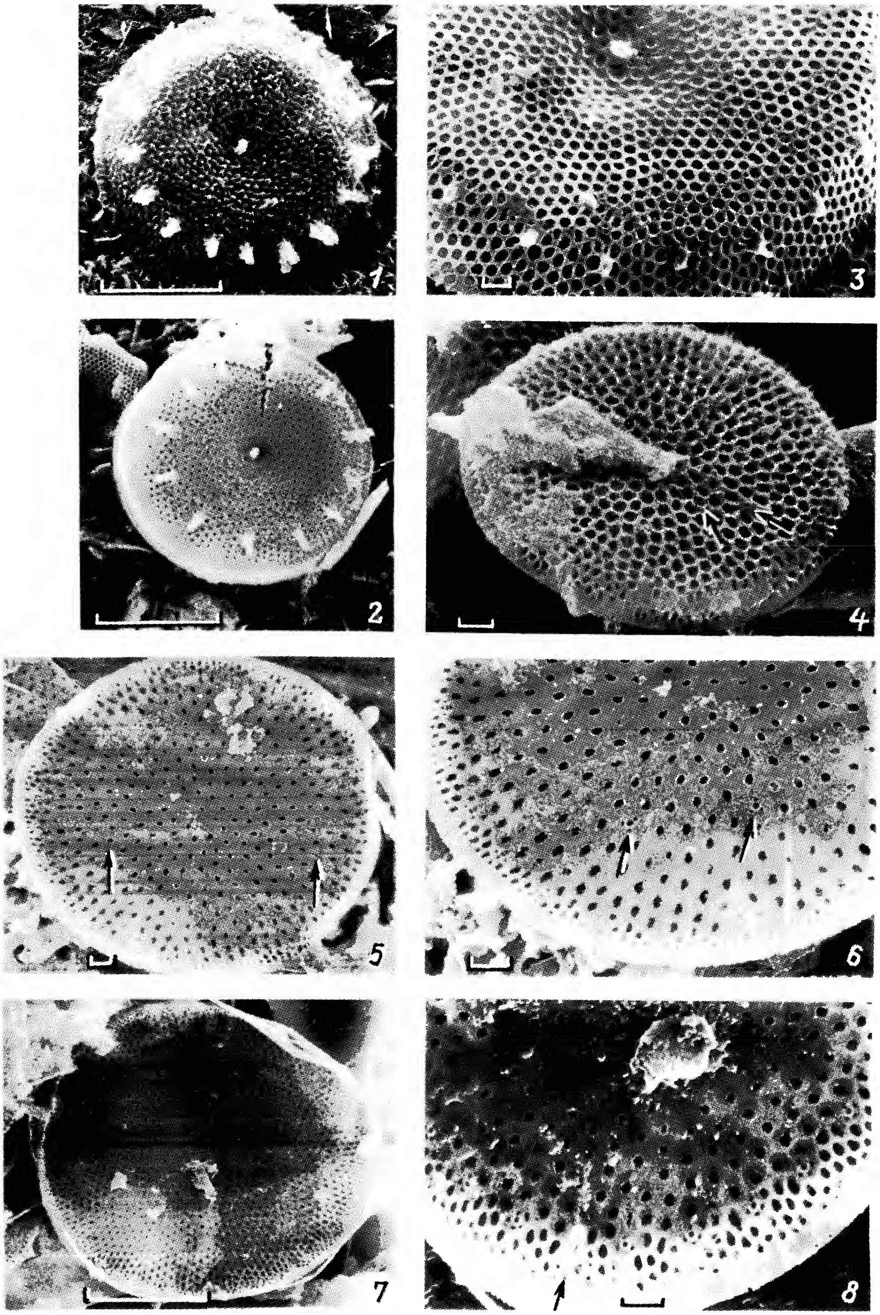


Таблица V.

1—3 — *Thalassiosira nordenskioeldii*, различные створки с наружной поверхности; *4—8* — *Thalassiosira* sp.: *4* — наружная поверхность створки, отверстия выростов с опорами (стрелки), *5—8* — внутренняя поверхность створки: *5*, *6* — выросты с 3 опорами с 3 сопутствующими порами (стрелки), *8* — часть створки с краевыми выростами с опорами и двугубым выростом (стрелка). *1—8* — СЭМ. Масштабная линейка: *1*, *7* — 10 мкм; *2—6*, *8* — 1 мкм.

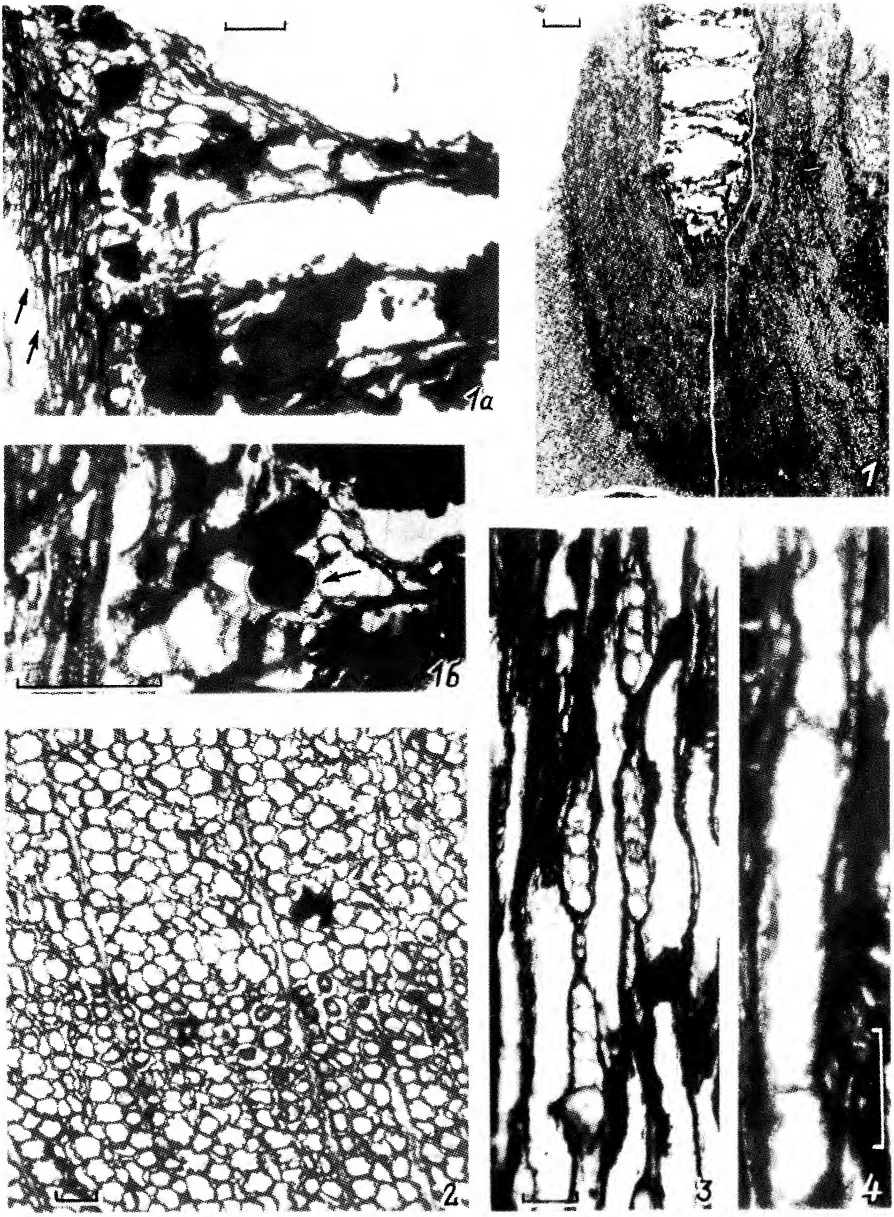


Таблица I. Анатомическое строение сердцевины, первичной и вторичной ксилемы в стволике *Septomedullocaulon putoranicum* в СМ.

1 — фрагмент косого среза через стволик с септированной сердцевиной; *1а* — продольный срез сердцевины и примыкающей слева (стрелка) первичной ксилемы; *1б* — участок сердцевинной паренхимы с признаками грибного поражения, видны гифы и спора (?) гриба (стрелка); *2* — поперечный срез вторичной ксилемы с кольцом прироста, в поздней древесине видны отдельные клетки с темным содержимым, возможно, являющиеся тяжевой паренхимой; *3* — тангентальный срез ранней древесины с однорядными лучами; *4* — тангентальный срез клеток тяжевой паренхимы в поздней древесине. Препараты: *1, 1а, 1б* — № 776/1/2; 2 — № 776/1/1; 3 — № 776/1/4; 4 — № 776/1/6. Масштабная линейка: *1* — 1 мм; *1а, 1б, 3* , *4* — 10 мкм, 2 — 100 мкм.

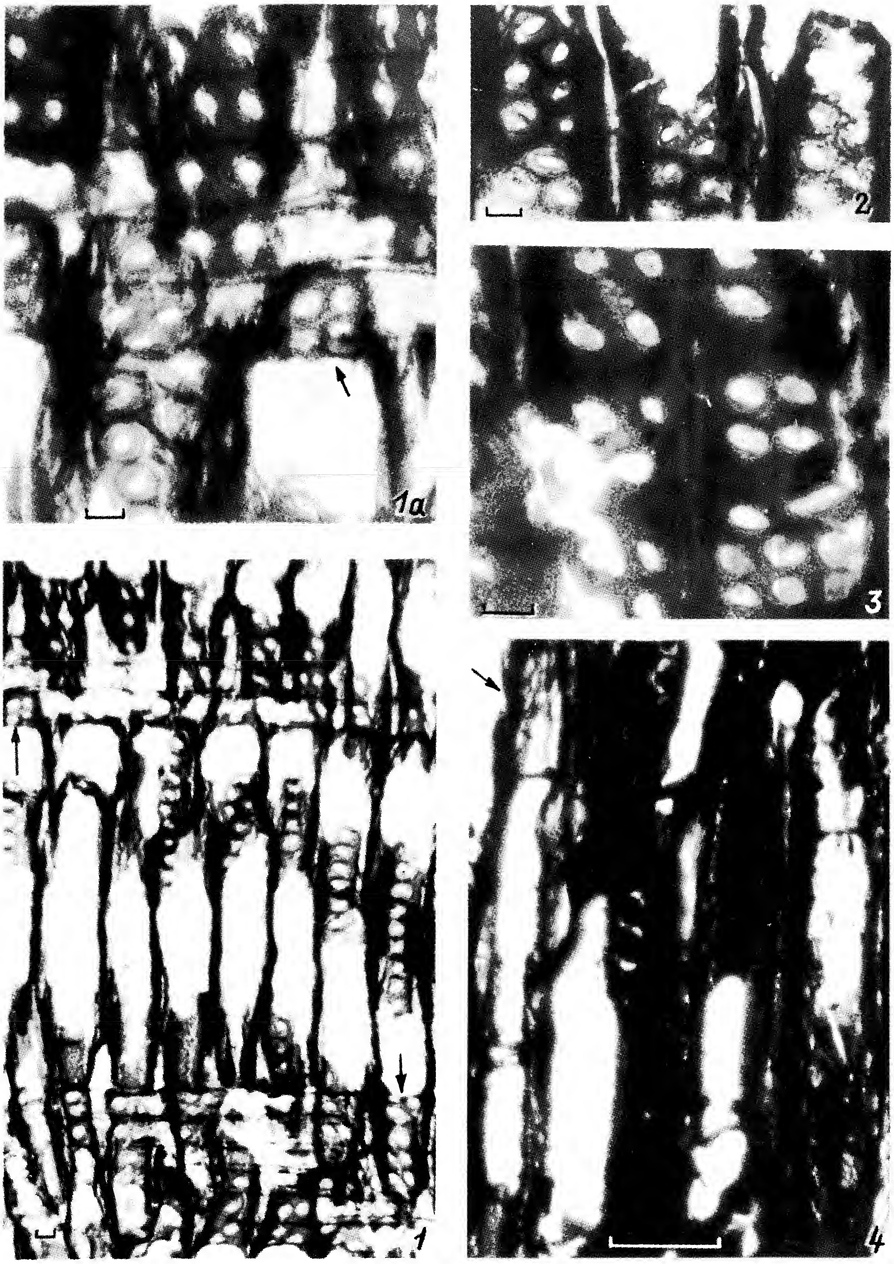


Таблица II. Радиальная поровость трахеид вторичной ксилемы и полей перекреста у *Septomedullocaulon putoranicum* в СМ.

1, *1a* — радиальный срез вторичной ксилемы с однорядной, сомкнутой поровостью трахеид, с подокарпоидными (стрелки) и таксодиоидными порами на полях перекреста; *2* — участок радиального среза с различно ориентированными внутренними щелевидными апертурами; *3* — поры на полях перекреста, внизу справа — звездчатая композиция из 8 пор, кажущихся простыми или с ареолом по краю; *4* — тангентальный срез клеток тяжевой паренхимы в поздней древесине, стрелка сверху показывает поры на тангентальной стенке паренхимной клетки. Препараты: *1*, *1a* — № 776/1/3; *3*, *4* — № 776/1/6. Масштабная линейка — 10 мкм.

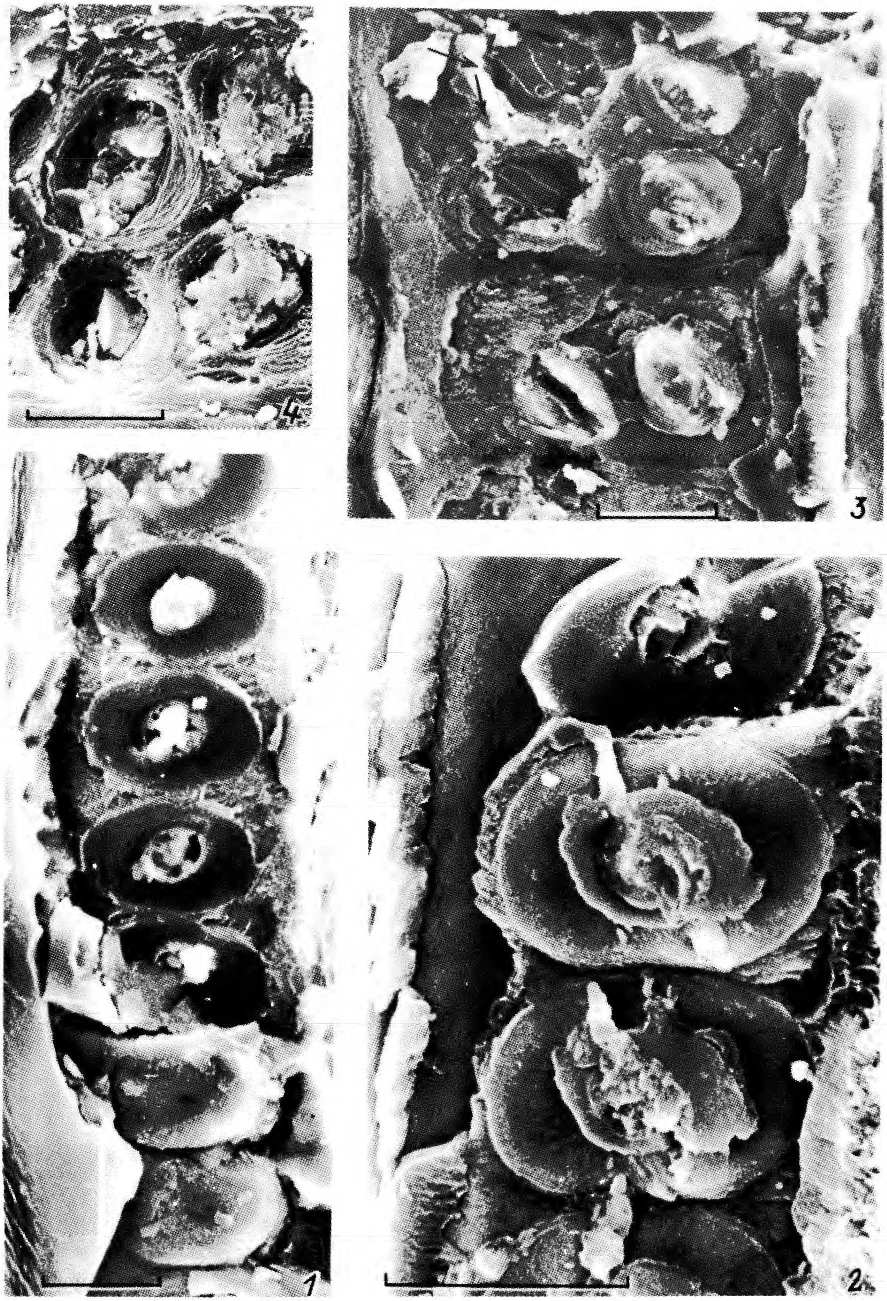


Таблица III. Радиальная поровость трахеид вторичной ксилемы и полей перекреста в СЭМ в древесине *Septomedullocaulon putoranicum*, инкрустированной кремнеземом.

1 — скол через точечную трахеиду со слегка горизонтально удлиненными окаймленными порами; *2* — поры, сильно вытянутые горизонтально (видны разные плоскости скола вторичной стенки трахеид); *3*, *4* — поры на полях перекреста с четким окаймлением, с косыми щелями и узкими щелевидными каналами, видными на более глубоких сколах (стрелки). Образец № 1/776. Масштабная линейка — 10 мкм.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1999. Т. 84. № 11. 1—160.